2 C60 C3

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série C, Sciences de la terre

TOME XXVIII

Louis de BONIS

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES MAMMIFÈRES DE L'AQUITANIEN DE L'AGENAIS. RONGEURS-CARNIVORES-PERISSODACTYLES.

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1973

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série C, Sciences de la terre Tome XXVIII

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES MAMMIFÈRES DE L'AQUITANIEN DE L'AGENAIS. RONGEURS-CARNIVORES-PERISSODACTYLES.

par

Louis de BONIS

SOMMAIRE

Pages

AVANT-PROPOS 3
INTRODUCTION 4
Généralités 4
Cadre physique 6
Les gisements 13

ÉTUDE SYSTÉMATIQUE .....

Ordre des Rongeurs 18
Famille des Cricétidés 18
Genre *Eucricetodon* 18
Famille des Gliridés 30
Genre *Branssatoglis* 30
Genre *Peridyromys* 37
Genre *Glirudinus* 50
Genre *Vasseuromys* 53
Famille des Eomyidés 61
Genre *Rhodonomys* 61
Genre *Ritteneria* 65
Genre *Pseudotheridomys* 66
Famille des Zapodidés 68
Genre *Plesiosminthus* 68
Famille des Sciuridés 72
Genre *Heteroxerus* 72
Famille des Castoridés 73
Genre *Steneofiber* 73

1 564 038 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Ordre des Carnivores 75
Famille des Ursidés 75
Genre *Cephalogale* 75
Famille des Amphicyonidés 88
Genre *Haplocyon* 89
Genre *Haplocyonopsis* 92
Genre *Haplocyonoides* 94
Genre *Ysengrinia* 97
Genre *Cynelos* 100
Genre *Amphicyon* 102
Genre *indét.* 102
Famille des Mustélidés 105
Genre *Palaeogale* 105
Genre *Plesiogale* 107
Genre *Plesictis* 108
Genre *Amphictis* 115
Famille des Félidés 118
Genre *Proailurus* 118
Famille des Viverridés 119
Genre *Herpestides* 119

Ordre des Périssodactyles 121
Famille des Rhinocérotidés 121
Genre *Brachypotherium* 123
Genre *Aceratherium* 139
Genre *Diceratherium* 149
Genre *Dicerorhinus* 158
Famille des Tapiridés 164
Genre *Palaeotapirus* 164

CONCLUSIONS 165

PRINCIPAUX OUVRAGES UTILISÉS 185

Source : MNHN, Paris

AVANT PROPOS

Monsieur le Professeur J. Piveteau, membre de l'Institut, m'a fait l'bonneur de m'accueillir dans son laboratoire ; par sa grande bienveillance et la richesse de son enseignement il m'a permis de mener à bien le présent travail. Qu'il veuille bien trouver ici l'expression de ma profonde gratitude et de ma très respectueuse admiration.

Mademoiselle C. Dechaseaux, Directeur Scientifique au C.N.R.S., m'a apporté une aide efficace et éclairée. Avec un inlassable dévouement, elle a assumé la lourde tâche de relire et de critiquer mon manuscrit ; qu'elle me permette de lui exprimer toute ma reconnaissance.

Monsieur le Professeur Ch. Devillers, par son enseignement et ses reflexions critiques a contribué à me faire prendre conscience de certains problèmes ; il m'a permis d'effectuer la plus grande partie des calculs statistiques au Laboratoire d'Anatomie et d'Histologie comparées de la Faculté des Sciences de Paris. Je le remercie vivement pour tout cela.

Monsieur le Professeur M. Durand-Delga a bien voulu accepter de faire partie de mon jury, je tiens à lui présenter ici mes remerciements.

Le matériel fossile qui a servi de thème initial à cette étude était conservé à la Faculté des Sciences de Marseille. Je remercie Monsieur le Doyen Corroy et Madame S. Taxy-Fabre, Professeurs de Géologie, qui après m'avoir, par leur enseignement, guidé vers la Paléontologie, m'ont accueilli avec bienveillance lors de mes séjours dans leur Laboratoire.

Le gisement de Vertébrés de Paulbiac a occupé l'essentiel de mes travaux sur le terrain. Je dois d'avoir pu fouiller ce gisement à l'amabilité de Monsieur le Professeur C. Guth qui le premier avait repris l'étude de cette station ; pour ses judicieux conseils et pour son aide bienveillante, je le remercie chaleureusement.

Pendant mon travail, j'ai pu bénéficier de l'hospitalité de Monsieur le Professeur Lebman qui a mis à ma disposition les riches collections dont il a la garde ; je lui en suis vivement reconnaissant. Je remercie également les chercheurs et les techniciens de l'Institut de Paléontologie du Muséum dont l'aide et les conseils ne m'ont jamais fait défaut.

Cet examen des Mammifères de l'Aquitanien de l'Agenais aurait été bien incomplet si je n'avais pu disposer des pièces rassemblées au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle ; je remercie le Docteur Hürzeler pour l'accueil chaleureux qu'il m'a toujours réservé.

Certaines comparaisons de faunes ont rendu necessaire l'examen des belles collections de la Faculté des Sciences et du Muséum de Lyon. Je remercie Monsieur le Professeur L. David et mes collègues Madame M. Hugueney et Monsieur P. Mein qui ont grandement facilité mon travail.

A Montpellier, Monsieur le Professeur Thaler m'a aimablement communiqué les Rongeurs du gisement de Bouzigues ; qu'il en soit vivement remercié.

A Toulouse, Mademoiselle C. Sudre, Conservateur du Muséum d'Histoire Naturelle, et ma collègue Madame S. Baudelot ont droit à ma reconnaissance pour la gentillesse de leur accueil.

A Poitiers je remercie mon ami Monsieur M. Brunet avec qui nous avons longuement évoqué les problèmes que posent les faunes du bassin d'Aquitaine.

Je n'aurais garde d'oublier dans mes remerciements mes collègues de la Faculté ou de la Recherche Scientifique et les étudiants en Paléontologie qui m'ont aidé lors de mes recherches sur le terrain.

La plupart des dessins qui illustrent ce travail sont dus au talent de Madame S. Simard et de Messieurs J. C. Angrand et C. Verdier. Les photographies sont en presque totalité l'œuvre de Monsieur Simon.

Source : MNHN, Paris

INTRODUCTION

I. — GÉNÉRALITÉS

Parmi les bassins sédimentaires français, le bassin d'Aquitaine occupe une place particulière. Alimenté en alluvions par la chaîne des Pyrénées pendant la plus grande partie du Tertiaire, il renferme, au sein de formations aux faciès variés, la plus belle succession de gîtes de Mammifères fossiles d'Europe. M. Richard (1948), dans une thèse consacrée aux gisements tertiaires de ce bassin, a pu dénombrer 418 stations s'étageant de l'Eocène moyen au Pliocène. Il faut ajouter à la liste établie par cet auteur les nouveaux points fossilifères que le hasard, comme la prospection systématique, permettent encore de découvrir.

Nous avons choisi d'étudier, dans ce vaste ensemble, l'évolution d'une faune de Mammifères pendant un laps de temps bien déterminé correspondant à la durée de l'étage Aquitanien. Tout au long de cette période, l'Europe occidentale semble rester isolée des autres continents. Aucune invasion faunistique ne parvient jusqu'en Aquitaine ; tous les représentants des ordres de Mammifères que l'on peut observer plongent leurs racines dans les faunes autochtones de l'Oligocène et évoluent sur place sans influences étrangères.

Le matériel fossile nécessaire à notre étude provient de trois gisements de la région agenaise, ceux de Paulhiac, Moissac et Laugnac, situés à quelques dizaines de kilomètres les uns des autres (Fig. 1). D'un point de vue stratigraphique, ils se trouvent respectivement à la base, dans la partie

Fig. 1. — Carte schématique de l'Agenais.

moyenne et au sommet de l'Aquitanien. L'Agenais occupe une position centrale dans le bassin d'Aquitaine et aucun obstacle géographique ne vient dresser de barrière entre ces gisements ; de l'un à l'autre les relations sont faciles. Les données paléogéographiques que nous possédons indiquent qu'il en était

Source : MNHN, Paris

de même lors du dépôt des sédiments fossilifères. Pendant l'Aquitanien, les Mammifères se déplaçaient librement d'un bout à l'autre de la plaine agenaise. On peut considérer qu'à chaque instant, cette région était occupée par un ensemble faunistique homogène. Ce sont les modifications diachroniques de cet ensemble que nous avons essayé de mettre en évidence.

Les éléments de base de ce travail nous furent fournis par les restes de Mammifères provenant du gisement de Laugnac et réunis par G. Vasseur à la Faculté des Sciences de Marseille. Cette magnifique collection contenait surtout des ossements appartenant à des Mammifères de grande taille. Le désir de la compléter par des formes plus petites nous incita à reprendre la fouille de cette station. Le lavage-tamisage des déblais d'exploitation nous permit effectivement de mettre au jour une faunule de micro-Mammifères encore inconnue dans ces niveaux. Cependant, la révision de la faune provenant d'un gisement isolé imposait des limites trop étroites à nos investigations. Il nous a paru nécessaire de replacer les Mammifères dans leur cadre temporel et, de ce fait, nous avons été amenés à étudier le matériel extrait du gîte de Paulhiac et à entreprendre nous même plusieurs campagnes de fouilles. En cours d'étude, nous avons eu la chance de pouvoir inclure dans notre travail le gisement de Moissac 1. Celui-ci apportait en effet un terme de comparaison intermédiaire entre les deux premières stations. Il va de soi que, tout en conservant un cadre limité dans le temps et dans l'espace, nous avons dû souvent faire appel à des fossiles de provenance géographique variée et d'âge différent de celui des formes qui nous préoccupaient directement. Toutes les fois où cela a été possible, l'examen de fossiles contemporains de ceux de l'Agenais apporta des résultats intéressants en ce qui concerne les variations d'une même espèce en fonction de sa localisation géographique ou la datation précise d'autres gisements de Mammifères. En outre, pour démêler l'écheveau des diverses lignées et retrouver les liens véritables unissant certaines formes, nous avons remonté le cours du temps pour retrouver le fil conducteur qui pouvait nous servir de guide dans nos interprétations. Enfin, dans quelques cas, nous avons pu apporter des précisions sur les descendants de plusieurs fossiles aquitaniens.

Après quelques années d'exploitation de nos gisements, l'accumulation du matériel nous plaça devant une telle somme de documents qu'il nous fut nécessaire d'effectuer un choix entre les différents groupes qu'il nous était possible d'examiner. Nous avons alors opté pour trois ordres de Mammifères qui constituaient un éventail suffisamment représentatif de la faune aquitanienne et sur lesquels notre matériel nous permettait d'apporter des informations nouvelles.

L'ordre des *Périssodactyles* se trouve, dans nos gisements agenais, réduit presque uniquement à la famille des Rhinocérotidés. En revanche, celle-ci est représentée par un nombre important de restes dentaires et surtout d'ossements appartenant au squelette appendiculaire. Comme nous le montrerons plus loin, les structures odontologiques manifestent dans cette famille une monotonie désolante. Or la détermination des Mammifères fossiles reposant dans la plupart des cas sur l'examen d'une série dentaire, voire d'une dent isolée, il régnait une confusion certaine dans l'arrangement systématique des Rhinocéros aquitaniens. L'étude paléoanatomique comparative des os des membres fournis par nos gisements se révéla d'un intérêt insoupçonné ; elle nous a permis de définir les principaux traits morphologiques permettant de distinguer les différentes lignées. Chaque genre est caractérisé par un type particulier d'appendices locomoteurs, relié sans doute à une écologie particulière. Les critères que nous avons relevés paraissent susceptibles d'être appliqués à une grande partie des représentants de la famille.

L'ordre des *Carnivores Fissipèdes* nous a posé des problèmes fort différents. A côté de la monotonie des rangées dentaires et du nombre peu élevé de lignées qui régnent chez les Rhinocérotidés, les carnassiers présentent une diversité exubérante dans leur structure odontologique, correspondant à un réseau très dense de séries phylétiques. Les documents que nous avions recueillis apportaient une contribution importante pour la connaissance de certains groupes et permettaient d'envisager ou de mieux définir quelques unes de leurs tendances évolutives. Pour d'autres, en particulier pour les Carnassiers de grande taille, les restes exhumés dans l'Agenais, sans permettre de répondre de façon satisfaisante à certains problèmes phylétiques, viennent placer des jalons précieux dans un ensemble au sein duquel les points de repères sont encore très rares.

Enfin, l'étude de l'ordre des *Rongeurs* nous a paru être un complément indispensable à ce travail. Les Rongeurs étaient, au début de nos recherches, à peu près inconnus dans les formations oligo-aqui-

Source : MNHN, Paris

taniennes du bassin d'Aquitaine. Les chercheurs du siècle dernier, ou du début de ce siècle, avaient en général négligé les petites formes, difficiles à apercevoir sur le terrain. Lors de sa révision des Mammifères d'Auvergne et du Velay, R. Lavocat (1951) écrivait : « ... la richesse paléontologique de l'Auvergne est faite surtout de ce qui manque précisément à peu près totalement en Aquitaine, c'est-à-dire la petite faune d'Insectivores et surtout de Rongeurs ». Nous avons comblé cette lacune en ce qui concerne l'Aquitanien. Une fouille minutieuse suivie du lavage-tamisage des déblais nous a permis de réunir une riche collection de micro-Mammifères dont l'étude est venue compléter de façon heureuse celle des deux ordres que nous avons déjà cités. Par leur abondance, certains Rongeurs nous ont donné l'occasion d'avoir un aperçu des variations métriques ou morphologiques d'une espèce dans une gisement donné et surtout des différences existant entre des populations contemporaines appartenant sans doute à une même espèce mais localisées dans des lieux géographiques différents. L'étude statistique des modifications qui affectent certaines lignées en fonction du temps s'est aussi révélée être un chronomètre géologique relatif extrêmement sensible. Enfin, nous avons eu la chance d'observer, pendant l'étage aquitanien, une partie de la phase d'expansion d'une famille de Rongeurs, celle des Gliridés, et de pouvoir décrire certaines des modalités qui accompagnaient cette évolution cladogénétique.

Avant d'aborder l'étude de ces trois ordres de Mammifères selon les perspectives ébauchées ci-dessus, il est nécessaire de définir de façon plus précise le cadre géographique dans lequel se sont exercées nos recherches et d'esquisser le tableau des formations géologiques dans lesquelles ont été recueillis les ossements fossiles. Nous avons précisé les rapports que présentaient entre eux les différents gisements d'un point de vue stratigraphique et essayé de faire le point sur les équivalences latérales de faciès établies entre les couches continentales à vertébrés et les séries marines qui ont servi de stratotype aux étages géologiques. Nous avons utilisé les différents noms d'étage selon la définition donnée pour chacun d'eux par le Lexique Stratigraphique International. De ce fait, nous avons été amenés à conserver certains termes qui ne semblent pas recouvrir la notion de cycle sédimentaire et qui, aux yeux de nombreux géologues, ne sauraient porter le titre d'étages géologiques.

II. — LE CADRE PHYSIQUE

A. — Cadre général.

Largement ouvert aux influences atlantiques, le bassin d'Aquitaine s'étale sur environ 100 000 km². Au Nord et à l'Est, il est fermé par les chaînons hercyniens de Vendée et le Plateau Central et au Sud par la chaîne des Pyrénées. Il ne communique avec les dépressions voisines que par des passages étroits. Au Nord, le seuil du Poitou donne accès au bassin parisien, au Sud-Est, le seuil du Lauraguais conduit vers les plaines du littoral méditerranéen. Après la pénéplanation des reliefs hercyniens, les mers du Secondaire envahissent la cuvette aquitaine, en noyant sous leurs sédiments les derniers témoins de la tectonique primaire. Les terrains du Jurassique et Crétacé se rencontrent le long d'une large bande qui longe le massif central depuis le Poitou et la Saintonge jusqu'au Quercy et au Rouergue. Plus au Sud, les formations secondaires ont été bousculées par la tectonique pyrénéenne puis érodées et partiellement enfouies sous le matériel provenant du démantèlement de la nouvelle chaîne ; on peut voir alors les molasses tertiaires venir au contact direct des terrains paléozoïques.

A la fin du Crétacé, la mer se retire en grande partie du bassin d'Aquitaine et, malgré son retour partiel pendant le Tertiaire, les sédiments continentaux commencent à envahir le bassin. Pendant l'Eocène ancien, si l'altération des sédiments est intense, leur déplacement reste relativement faible. Mais à partir du Lutétien, le soulèvement des Pyrénées entraîne un changement structural important. Des cuvettes se creusent dans l'Albigeois, le Bordelais, l'Agenais et attirent les matériaux qui dévalent des bauteurs. Un équilibre précaire s'installe entre les formations marines, qui se déposent à l'Ouest du bassin, et les séries continentales à l'Est. La limite entre les deux systèmes de sédimentation oscille

Source : MNHN, Paris

pendant tout le Tertiaire en fonction de l'avancée ou du retrait de la mer. Cette particularité confère un grand intérêt à la stratigraphie du Tertiaire aquitain. Il est possible, dans certains cas, de mettre en corrélation les terrains continentaux et les séries marines, de trouver des équivalences entre les gisements de Mammifères et les fossiles marins.

Deux faciès prédominent parmi les formations continentales, les calcaires et les molasses. On appelle « molasse », en Aquitaine, des sédiments assez variés, mais qui évoquent toujours un dépôt fluviatile ou à la rigueur palustre. Une molasse est en général un grès ou un sable argilo-calcaire. Mais parfois graviers, sables, argiles ou marnes prennent également le nom de molasse. Les sédiments molassiques présentent donc une grande diversité ; le faciès est susceptible de se modifier très rapidement à travers l'espace comme à travers les dépôts successifs.

D'une façon générale, pour chaque étage, les molasses se rencontrent en bordure des Pyrénées et dans la partie centrale du bassin ; les calcaires sont reportés aux confins septentrionaux et orientaux de la cuvette sédimentaire. Cette disposition s'explique si l'on considère la pente générale du bassin. Après la surrection de la chaîne des Pyrénées, l'Aquitaine se trouve inclinée du Sud vers le Nord et les cours d'eau ruissellent vers le Nord et l'Océan Atlantique. Les matériaux les plus grossiers se déposent les premiers, auprès de la chaîne de montagne, les calcaires, qui correspondent à la sédimentation la plus fine, se rencontrent dans une position marginale, au Nord et à l'Est des molasses. Si la portion essentielle des sédiments tertiaires du bassin d'Aquitaine provient de la chaîne des Pyrénées, une autre partie est apportée depuis les contreforts du Massif Central.

B. — L'Agenais.

1° *Cadre géographique.*

Traversés d'Est en Ouest par les vallées de la Garonne et du Lot, les pays de l'Agenais occupent une position centrale dans le bassin d'Aquitaine. Leur relief, parfois vigoureux, contraste avec le modelé émoussé des régions voisines, Bas-Quercy ou Marmandais. On peut séparer l'Agenais en trois parties bien distinctes, s'étageant du Sud vers le Nord :

— L'Agenais méridional, sur la rive gauche de la Garonne, n'a livré aucun reste de Mammifères aquitaniens. Il ne rentre pas dans le cadre de notre étude.

— Le Haut-Agenais, entre la Garonne et le Lot, forme une région de plateaux calcaires découpés de vallées profondes. Par certains de ses aspects le paysage rappelle celui des Causses voisins. On y retrouve les mêmes corniches calcaires dentelées par l'érosion, les bois de chênes sur les plateaux lorsque le calcaire est l'élément déterminant du sol. Mais, dans les encoches taillées par les vallées, ou quelques fois sur les plateaux, recouvrant le calcaire, les formations molassiques permettent l'apparition de prairies ou de vergers qui apportent une note riante dans la sévérité du paysage. C'est au sein des formations calcaires, près du sommet d'un plateau, que se trouve le gisement de *Laugnac*. Vers l'Ouest, les plateaux de l'Agenais disparaissent pour céder la place aux molasses du Marmandais. A l'Est, on peut suivre les plateaux calcaires jusque dans la région de Moissac où le faciès devient plus marneux avant d'être franchement molassique. C'est dans cette région que nous avons découvert le gisement jusqu'alors inconnu de *Moissac I* ; celui-ci se trouve au sein d'une formation molassique coincée entre deux couches de calcaires.

— La dernière région, rattachée à l'Agenais, s'étend au-delà de la vallée du Lot, entre Villeneuve et Villeréal et jouxte les confins méridionaux du Périgord. La table calcaire, qui déterminait les plateaux du Haut Agenais, s'amincit progressivement vers le Nord. L'érosion peut alors la démanteler plus facilement et balayer les molasses sous-jacentes. Il ne reste que quelques témoins de l'extension de ces calcaires. Chacun d'eux coiffe une petite butte sur laquelle la présence du calcaire entraîne le développement d'une végétation d'arbustes. C'est au sommet d'une de ces buttes que se trouve le gisement de *Paulhiac*.

2° *Contexte géologique.*

L'Agenais est entièrement formé de terrains tertiaires dont la majeure partie est d'origine conti-

Source : MNHN, Paris

nentale. Toute la région est marquée, d'un point de vue structural, par des dépôts d'âge aquitaniens. A ce dernier appartiennent les calcaires des plateaux de l'Agenais et ceux qui couronnent les buttes de la rive septentrionale du Lot.

a — *Terrains anté-aquitaniens.*

Les séries de l'Éocène sont représentées, en bordure de l'Agenais du Nord, par des formations résiduelles connues sous le nom de « sidérolithique ». L'âge n'en est pas déterminé avec une grande précision. Par dessus ou latéralement viennent des séries ludiennes ayant fourni par endroit une faune à *Palaeotherium*. Le Sannoisien comprend des séries molassiques et des séries calcaires. La plus importante de ces formations, le calcaire de Castillon (ou calcaire de Jean-Blanc), est épaisse de 10 à 12 m. Elle constitue une plateforme qui s'étend depuis le Périgord méridional jusqu'aux bord du Lot ; là, elle disparaît sous les terrains plus récents. Sur cette dalle calcaire, on rencontre une formation très épaisse, la molasse de l'Agenais, assimilée de façon générale au Stampien. Il s'agit de sédiments souvent grossiers, sable et petits graviers, avec des bancs d'argile exploités parfois pour la fabrication des tuiles. Près d'Agen, ces molasses s'élèvent à 60 m, au-dessus du niveau de la Garonne, alors qu'un sondage au niveau du lit du fleuve a traversé 280 m de molasse (dont une grande partie certainement stampienne) avant d'atteindre une couche d'argiles rutilantes représentant sans doute le Sidérolithique. M. Richard (1948) a dénombré 140 gisements de Mammifères fossiles dans la molasse de l'Agenais. Nous signalerons en particulier celui de la Milloque, près de Penne d'Agenais ; les restes de Mammifères se trouvent là au sommet de la formation molassique, presque au contact de l'Aquitanien. Nous aurons souvent l'occasion de reparler du gisement de La Milloque à propos de la faune de Paulhiac.

Vers le Nord et vers le Nord-Est, les molasses de l'Agenais laissent la place à un faciès calcaire (calcaires de Monbazillac, de Cieurac et de Cordes). Vers l'Ouest, ces molasses passent latéralement au calcaire à Astéries, équivalent atlantique, au moins partiel, du Stampien.

b — *La Trilogie agenaise.*

L'Aquitanien de l'Agenais se compose de différents termes qu'il est habituel de grouper sous le nom de « Trilogie agenaise ». Celle-ci est bien caractérisée dans les coupes de la rive droite de la Garonne, à la hauteur d'Agen.

— A la base de la série se trouve le calcaire blanc de l'Agenais. Son épaisseur peut varier de 10 à 20 m. C'est un calcaire compact, présentant quelquefois une cassure conchoïdale. On y observe cependant, dans certains cas, des passées marneuses plus tendres. Il renferme des restes assez nombreux d'invertébrés, en particulier ceux de « *Helix* » *ramondi major*. Vers le Nord, il s'étend jusqu'aux confins de l'Agenais, mais il est réduit à l'état de lambeaux protégeant des buttes formées de molasse. C'est dans une passée marneuse et molassique du calcaire blanc de l'Agenais que se trouve le *gisement de Paulhiac*. Plus à l'Ouest, dans le Bazadais, le calcaire blanc est remplacé par des marnes blanches à *Unio*. Au Sud-Est et au Sud, il devient plus tendre et passe à un faciès molassique. Au Nord-Est en revanche, il atteint encore un grand développement et vient parfois se souder à l'assise sous-jacente du calcaire de Cieurac dont il est difficile à séparer.

— Le calcaire blanc de l'Agenais est surmonté par une assise argileuse et marneuse pouvant atteindre une vingtaine de mètres d'épaisseur. Cette assise contient, à l'Ouest d'Agen, des passées marines à *Ostrea aginensis*. Vers le Nord et vers l'Est, ce niveau devient de plus en plus calcaire et ne se distingue plus des couches qui l'encadrent. Dans la direction du Sud-Est, apparaît un faciès molassique, avec le mélange habituel de couches de sables, argiles, graviers. C'est dans ce faciès que se trouve le nouveau gisement de *Moissac 1 — Lespinasse*.

— Le dernier terme de la « Trilogie agenaise » est constitué par le calcaire gris de l'Agenais. Sa masse principale, de couleur gris foncé et à odeur fétide, surmonte un niveau de calcaire plus clair ; elle est recouverte par un calcaire plus marneux et, parfois, par des argiles à *Ostrea aginensis* qui marquent une récurrence marine dans l'Agenais. L'épaisseur de l'ensemble varie de 10 à 12 m. C'est le calcaire gris qui forme le sommet des plateaux du Haut-Agenais et c'est lui qui renferme le célèbre gîte de

Source : MNHN, Paris

Mammifères de Laugnac. Vers le Sud-Est, le calcaire gris, comme le calcaire blanc, devient plus marneux et finit par passer à un faciès franchement molassique.

c — *Équivalences latérales de la « Trilogie agenaise ».*

Depuis le milieu du XIX^e^ siecle, il est d'usage de considérer les formations de la « Trilogie agenaise » comme des faciès continentaux synchrones, en partie au moins, des séries-types de l'Aquitanien marin du Bordelais. Cet étage a été créé par Mayer-Eymar, en 1857, pour une coupe relevée dans le ruisseau de Saint-Jean d'Étampes près de Saucat. Comme le signale E. Szöts (1965), qui publie à nouveau la coupe originale de Mayer-Eymar, « il est assez rare qu'on ait précisé le stratotype d'un « étage classique » aussi bien que son créateur ne l'a fait pour l'Aquitanien ». La série aquitanienne comprenp sept couches différentes, depuis l'assise de La Brède jusqu'au Moulin de l'Église. Nous pensons qu'il est utile de reproduire cette coupe, parallèlement à celle, presqu'identique, publiée par G. Dollfuss en 1909 (fig. 2).

Si la définition de l'Aquitanien, faite une fois pour toutes par Mayer-Eymar, ne doit plus poser de problèmes, il n'en est pas de même des faciès latéraux assimilés avec plus ou moins de bonheur à cet étage. Un bref aperçu des travaux relatifs à cette question nous a semblé nécessaire.

1) *Tournouer, 1861.*

Tournouer tente une vaste synthèse géologique de l'Agenais et des régions voisines en utilisant

Mayer, 1858		Dollfuss, 1909
III II I	Falun de Saucats Falun de Léognan Mayencien Pectines-schicht	Burdigalien
7	Weisser-Thon und ober Sud-Ouest Kalk	Argiles blanches à Mytilus aquitanicus et calcaire gris de l'Agenais
6	Falun de Larriey etc...	Sable calcareux marin(Falun) de Larriey
5	Süsswasserkalk von Larriey	Calcaire à Planorbes
4	Unt. Cerithien-schicht von Moulin de l'Eglise	Couches fluvio-marines sableuses ou marneuses, jaunes ou bleues
3	Molasse ossifère	Marnes sableuses de couleur variées ayant l'aspect d'une molasse ossifère
2	Konkretionen-schicht	Sable jaune ou jaunâtre avec quelques nodules concrétionnés silliceux
1	Blauer mergel	Marnes grises et bleues avec sable fin blanchâtre
Tongrien		Calcaire à Astéries

FIG. 2. — Coupe du stratotype de l'Aquitanien d'après Mayer-Eymar (1858) et Dollfuss (1909).

Source : MNHN, Paris

de façon critique les travaux antérieurs (en particulier ceux de Raulin, Noulet et Matheron) et en apportant d'importantes observations personnelles. Par un travail minutieux, il s'efforce de débrouiller les rapports entre les différents niveaux, en s'aidant des grands bancs de calcaires, qui lui fournissent d'excellents repères stratigraphiques.

Au-dessus des calcaires du Sannoisien, il reconnaît le niveau des molasses de l'Agenais, terminé par un horizon de Mammifères fossiles qui, à Hautevignes, avait fourni le spécimen-type de *Microbunodon minimum*. Ce dernier, admirable fossile de zone, se retrouve dans tous les gisements situés dans la portion la plus haute des molasses de l'Agenais. Ces molasses correspondent au calcaire de Cieurac, aux sables de Fontainebleau et, dans la région bordelaise, au calcaire à Astéries. Au-dessus, Tournouer place dans l'Aquitanien les deux calcaires de l'Agenais, ainsi que les calcaires et molasses de l'Armagnac contenant le niveau de Sansan à Mastodontes. Ces dernières formations ont été depuis lors restituées au Burdigalien et au Vindobonien.

2) *Landesque, 1888.*

Après la remarquable mise au point de Tournouer, nous assistons à une certaine régression avec le travail de Landesque sur les terrains oligo-miocènes de l'Agenais ; nous aurions sans doute passé sous silence les conclusions de cet auteur, si elles n'avaient été utilisées dans un travail récent (Rey, 1966).

Landesque commence par séparer la molasse de l'Agenais en deux niveaux distincts. En fait, s'il est possible de reconnaître deux faunes très différentes dans ces molasses (celle de Villebramar à la base et celle de La Milloque au sommet), la détermination de niveaux précis dans la partie moyenne est extrêmement délicate. Il n'y existe aucun point de repère paléontologique et le faciès, très variable dans ces formations, ne peut y être d'aucun secours. La portion inférieure de cette masse molassique est appelée, par Landesque, molasse à *Anthracotherium* et assimilée au niveau de Ronzon. Signalons que le gisement de Ronzon n'a jamais livré de restes d'*Anthracotherium* (Lavocat, 1951). Quant à la portion supérieure des molasses (dans laquelle on a aussi trouvé des ossements d'*Anthracotherium*), elle ne serait que « le prolongement du calcaire gris de l'Hermitage d'Agen » (il s'agit du calcaire blanc de l'Agenais). Landesque fonde son argumentation sur des données d'ordre altimétrique. Il écrit « si l'on se dirige vers la tranchée du chemin de fer d'Agen à Penne, et qu'on dépasse la gare de Larroque, on est surpris du grand développement que prennent les molasses dans la vallée du Lot. En effet, depuis cette dernière station jusqu'à Port-de-Penne, la base des coteaux, dont l'altitude est de 220 m au moins, est constituée par une assise de molasses de 185 m en moyenne. Or l'étage de la molasse « anthracothérienne » ne s'élève pas au-delà de la côte de 140 m ; il reste donc pour les molasses moyennes, ou plutôt supérieures, une épaisseur de 60 m. Si maintenant nous examinons l'altitude du plateau de l'Hermitage, nous voyons d'après la carte de l'État-Major, qu'elle est portée à 161 m. La hauteur du calcaire est de 25 m et celle des molasses sous-jacentes de 35 m : il donne pour les deux assises une épaisseur de 60 m ; c'est-à-dire la même que celle des molasses supérieures du bord du Lot. D'où il résulte que celles-ci représentent, dans leur ensemble, les molasses supérieures de l'Hermitage ainsi que le calcaire qui les surmonte ». Sans vouloir discuter cette arithmétique curieuse, on voit que Landesque établit ses équivalences sans penser que les sédiments qui forment la molasse ont pu se déposer de façon irrégulière. En outre, il n'envisage pas le pendage éventuel des couches. Or, comme l'a montré A. Cavaillé (1962), les bancs de calcaire sont incliné vers la vallée de la Garonne avec une pente de 4 m par kilomètre, qui suffit à expliquer le décalage de hauteur de ces calcaires. D'ailleurs à Penne aussi bien qu'à Agen, la partie basse des coteaux est loin d'atteindre la base des molasses de l'Agenais. L'erreur de Landesque apparaît nettement lorsque l'on compare la coupe qu'il donne des plateaux de l'Agenais avec le profil schématique publié par A. Cavaillé. La faune de La Milloque est bien distincte de celle du calcaire blanc (faune de Paulhiac). Les nombreux gisements, isochrones de celui de La Milloque, que nous connaissons en Aquitaine, occupent la même position, au-dessous du calcaire blanc.

En ce qui concerne les relations de la « Trilogie agenaise » avec les séries marines du Bordelais, Landesque mettait en corrélation le calcaire blanc de l'Agenais et le calcaire à Astéries, ce qui est

Source : MNHN, Paris

manifestement erroné. Le calcaire gris de l'Agenais et les formations de l'Armagnac étaient mises en parallèle avec les faluns de Bazas et de Léognan, ce qui en revanche semble à peu près exact.

3) *La position du calcaire blanc.*

Après Landesque, les équivalences établies entre, d'une part, le calcaire gris de l'Agenais et les argiles moyennes, et, d'autre part, les couches de l'Aquitanien marin du ruisseau de Saint Jean d'Étampes, ne furent plus remises en cause. Il n'en est pas de même en ce qui concerne le calcaire blanc de l'Agenais, assimilé tantôt à l'Aquitanien inférieur, tantôt au Stampien supérieur, tantôt au Chattien. Une longue polémique opposa Dollfus et Repelin sur cette question.

— Dans une série de notes s'échelonnant de 1909 à 1918, Dollfus précise sa position au sujet des terrains qui font l'objet de cette controverse.

Tout d'abord, dans son essai sur l'étage aquitanien, il donne, du stratotype, une coupe identique à celle de Mayer-Eymar (voir fig. 1). Mais il affirme aussitôt après, que cette série commence au-dessus du calcaire à Astéries (Stampien). Ceci entraîne Dollfus à placer le calcaire blanc de l'Agenais dans le Stampien. Selon lui, le calcaire lacustre de Ponchapt, situé au-dessus de la molasse, serait l'équivalent du calcaire blanc ; Vasseur avait décrit dans cette formation une faune d'invertébrés identique à celle de Cieurac et de Cordes. Or cette faune, comme le montre R. Rey (1966), est antérieure non seulement au calcaire blanc mais aussi sans doute à la partie terminale de la molasse de l'Agenais. On y trouve, par exemple, la forme ancestrale de « *Helix* » *ramondi*, alors que ce dernier existe dans le calcaire blanc et sans doute se rencontre déjà au sommet des molasses.

Dollfus pensait également que la faune de La Milloque provenait du calcaire blanc et était semblable à celle de Saint-Gérand le Puy. La liste d'espèces qu'il publie, d'après les déterminations de Landesque, constitue un véritable « salmigondis » faunistique. On y rencontre des animaux du Ludien (*Hyaenodon requieni, Cynodictis lacustris*), du Sannoisien (*Cynodon palustre*), voire du Villafranchien (*Felis issiodorensis, Lutra bravardi*), à côté de formes habituelles de ce niveau. Or ainsi que nous l'affirmions plus haut, on ne peut confondre la faune de La Milloque avec celle du calcaire blanc.

Quelques années plus tard, le même auteur envisageait (1912) la nécessité de placer un étage « Cassélien » (correspondant au Chattien de Fuchs) dans le bassin d'Aquitaine. Cet étage correspondrait aux marnes à *Unio* du Bazadais, au calcaire blanc de l'Agenais et aux molasses moyennes de l'Agenais, l'ensemble étant situé au-dessus du calcaire à Astéries. Nous avons déjà fait remarquer que l'on ne peut rassembler dans un même niveau le calcaire blanc et les molasses de l'Agenais. Les marnes à *Unio*, faciès latéral du calcaire blanc, se trouvent au-dessus des molasses, au moins en partie (Blayac, 1922). Enfin il n'existe pas d'équivalent marin du « Cassélien » en Aquitaine et cet étage est difficile à placer dans la série stratigraphique.

Par la suite Dollfus (1918) veut assimiler le gisement de Mammifères de Laugnac à celui de La Milloque et pense que Vasseur (« inventeur » du gisement de Laugnac) s'est trompé de calcaire et que le gîte fossilifère se trouve dans le calcaire blanc et non dans le gris. Il fonde son raisonnement sur la présence d' « *Helix* » *ramondi* à Laugnac. Le fossile en question avait été récolté par Tournouer en 1865 dans un « calcaire blanchâtre » de la région de Laugnac. A cette époque la station de Laugnac était encore inconnue et il est probable que le fossile provient du calcaire blanc de l'Agenais, bien représenté dans les plateaux qui entourent Laugnac, sous le calcaire gris ! La présence d' « *Helix* » *ramondi* n'a jamais été signalée dans la marne à Vertébrés de Laugnac.

— L'attitude de Repelin est tout à fait différente. Cet auteur construit l'essentiel de son argumentation à partir d'une observation qui nous semble extrêmement importante : il existe des intercalations de calcaires à Ceritbes, Cyrènes et surtout « *Helix* » *ramondi* dans les marnes bleues de La Brède, base de l'Aquitanien. Ces dernières correspondraient à un faciès lagunaire contemporain du calcaire blanc de l'Agenais et des marnes à *Unio*. Cette équivalence entre le calcaire blanc et l'assise de La Brède entraîne « *de facto* » l'intégration du premier dans la base de l'Aquitanien.

4) *Le problème du Chattien en Aquitaine.*

Suivant en cela Dollfus, Blayac (1930) introduisait à nouveau l'étage Chattien dans le bassin

Source : MNHN, Paris

d'Aquitaine. Il englobait dans cette unité les marnes à *Unio* et leur équivalent latéral, le calcaire blanc de l'Agenais. Il ajoutait qu'il s'agissait là d'un niveau synchrone du calcaire d'Étampes. La présence à Élancourt, à la base de cette dernière formation, d'une forme ancestrale de « *Helix* » *ramondi*, ramène les premières assises d'Étampes au niveau des calcaires de Cieurac et de Cordes. C'est l'avis de G. Denizot (1929). Ceci montre déjà quels problèmes peut poser l'utilisation de l'étage Chattien dans les bassins sédimentaires français ! M. Richard écrit que le Chattien est un terme qui « dans toute la littérature géologique est de ceux qui ont prêté et prêtent encore le plus à confusion ». Le stratotype de l'étage se trouve dans le bassin de Cassel, et, déjà, dans le bassin voisin de Mayence on a de la peine à définir son équivalent exact. Pour certains, il correspondrait aux « Cyrenenmergel », pour d'autres au « Landschnekenkalk », pour d'autres aux deux niveaux réunis. Dans le bassin de Paris, les auteurs ont assimilé le Chattien à l'horizon d'Ormoy, à une phase d'émersion avec lacune de sédimentation, au calcaire d'Étampes. Cette dernière opinion est d'abord partagée par G. Denizot (1929) ; plus tard cet auteur préfère mettre en parallèle le Chattien avec l'assise de La Brède (marnes bleues avec lesquelles commence l'Aquitanien) et par conséquence avec le calcaire blanc de l'Agenais.

Devant une telle confusion, il est difficile de ne pas conclure que l'utilisation de cet étage dans les bassins sédimentaires français n'est ni nécessaire ni opportune, que le Chattien est un terme qu'il est « recommandable de ne plus employer en France ».

d — *Position de l'Aquitanien dans les systèmes Oligocène et Miocène.*

Mayer-Eymar, « inventeur » de l'étage Aquitanien, semble ne pas avoir mis en doute son appartenance au système Miocène. Mais il faut préciser, qu'à cette époque, les limites de l'Oligocène et du Miocène demeuraient encore assez vagues. G. Denizot (1957) montre que l'Oligocène de Beyrich correspond assez bien à ce qui était devenu le Miocène inférieur de Lyell, y compris les couches types de l'Aquitanien. Après Mayer-Eymar, de nombreuses discussions vont naître, à propos de l'appartenance de l'Aquitanien à l'une ou l'autre époque.

Il semble que ce soit au niveau de l'Aquitanien que se situe le renouvellement des faunes marines qui permet de distinguer le Néogène du Paléogène. Dollfus (1909) a remarqué qu'il existait 10 % seulement de mollusques marins communs au Stampien et à l'Aquitanien. Il relève en revanche 50 % d'espèces qui se retrouvent dans le Burdigalien. Les affinités de la faune marine sont donc manifestement orientées vers le Miocène. D'un autre côté, l'Aquitanien est marqué, dans le Bordelais et dans la région méditerranéenne, par une avancée de la mer. Nous aurion là le début de la transgression burdigalo-helvétienne. La notion d'étage géologique devant reposer sur celle de cycle sédimentaire, l'Aquitanien, premier terme du cycle Miocène, doit être rattaché au Néogène.

Les paléomammalogistes ont, en général, placé l'Aquitanien dans le Paléogène. En effet, la faune de Mammifères présente une grande ressemblance avec celle de l'Oligocène. On n'y observe encore aucune des formes dont l'immigration va caractériser les associations faunistiques du Miocène. Ce n'est qu'à partir du Burdigalien que nous voyons apparaître, dans les gisements européens, les Cervidés à bois, les Proboscidiens, le genre *Anchitherium*, qui abondent dans les gisements des niveaux géologiques plus récents.

J. Viret (1929) a discuté l'argument qui consiste à interpréter l'avancée de la mer aquitanienne comme le premier signe de la transgression miocène. Il fait remarquer que, fréquemment, le début d'un étage ne coïncide pas avec l'amorce d'un épisode transgressif, mais avec le plein développement de l'expansion marine. En outre, la mer ne fait qu'une bien timide apparition, que ce soit dans le Bordelais ou sur les rivages méditerranéens. Au Nord de l'Europe, l'Aquitanien semble, au contraire, plutôt régressif. Les faunes de Mollusques que l'on y rencontre, paraissent représenter le résidu des espèces stampiennes. Il n'y aurait donc aucune raison de ranger l'Aquitanien dans le Miocène.

Nous voyons qu'il s'agit là d'un problème difficile à résoudre. La question se complique encore si l'on envisage l'évolution des Mollusques continentaux. Selon R. Rey (1966), il existe chez ces derniers une coupure majeure entre le niveau du calcaire blanc de l'Agenais et celui du calcaire gris. C'est donc entre les deux calcaires, en plein milieu, semble-t-il, de l'Aquitanien, qu'il conviendrait de faire passer la limite entre l'Oligocène et le Miocène.

Source : MNHN, Paris

On peut se demander par ailleurs si cette question est vraiment d'une importance fondamentale. Si les équivalences latérales, établies entre la « Trilogie agenaise » et les séries marines du ruisseau de Saint-Jean d'Étampes, sont exactes, l'attribution des terrains à l'un ou l'autre système découle des définitions adoptées par les différents auteurs pour fixer les limites d'étage. La divergence essentielle semble provenir du fait que les limites suggérées par les ensembles faunistiques marins et continentaux sont différentes. Le problème est quasi insoluble. G. Denizot (1957) a écrit à ce sujet « il se trouve que cette limite, entre Aquitanien et Burdigalien, est mieux tracée dans les formations continentales et les faunes de Mammifères que dans les formations marines. Le refus d'accepter un tel critère doit déterminer, non une altération des termes de Miocène et Oligocène, mais leur rejet au profit d'une autre terminologie ».

III. — LES GISEMENTS

A. — Le gisement de Paulhiac.

Le gisement de Vertébrés fossiles de Paulhiac fut découvert par G. Vasseur. La carte géologique au 1/80 000 de Villeréal (nº 193) en fait mention pour la première fois en 1920. On peut lire sur la notice de cette carte : « C'est un lambeau du même calcaire (le calcaire blanc de l'Agenais) qui couronne la butte de Monflanquin et celle de Paulhiac. Malgré son exiguïté, ce dernier affleurement présente un grand intérêt à cause de sa richesse en fossiles, vertébrés et mollusques : *Diceratherium minutum*, *Acerotherium* sp., *Teleoceras* sp., *Paleochoerus* sp., *Amphitragulus* de petite taille, plusieurs espèces de ruminants indéterminés, de nombreux débris de *Cainotherium* appartenant à plusieurs espèces, des dents d'*Amphicyon* et d'autres Carnassiers, tels que *Plesictis*, *Cynodictis* ; des Rongeurs : *Titanomys* sp. *Cricetodon* ? ; des Crocodiliens, des Tortues ; enfin parmi les Mollusques : *Helix girundica*, *Pupa* sp., *Limnaea pachygaster*, *Planorbis* cf. *declivis* ».

A propos d'une note relative au gisement de Gans (Gironde), Blayac (1922) mentionnait une visite à Paulhiac et écrivait « les restes de Vertébrés qu'on y recueille ne sont pas dans une roche calcaire mais bien dans une argile brun-chocolat, semblable à celle du célèbre gîte aquitanien de Laugnac et qui m'a paru situé dans une dépression creusée par l'érosion dans le calcaire blanc ». Ces conclusions ont été reprises par R. Rey (1966).

Différents auteurs ont utilisé le matériel fossile de Paulhiac. Dans chacun des cas il ne s'est agi que d'un examen très partiel de la faune du gisement. Nous citerons en particulier Schaub (1925, 1928), surtout en ce qui concerne le genre *Cricetodon*, M. Richard (1937), qui a décrit un maxillaire de Rhinocérotidé sous le nom de *Diceratherium paulhiacensis*, et C. Black (1965), qui faisait connaître un nouveau Sciuridé, *Heterosciurus paulhiacensis*. Lors de sa révision des gisements de Mammifères tertiaires d'Aquitaine, M. Richard (1948) publiait une liste des espèces découvertes à Paulhiac ; on y trouvait :

Peratherium lemanensis
Protapirus douvillei
Acerotherium lemanense
Diceratherium paulhiacensis
Rhinoceros sp.
Cainotherium commune
Dremotherium feignouxi
Amphitragulus major
Amphitragulus cf. *lemanensis*
Amphitragulus sp.
Paleochoerus sp.

Cricetodon collatum
Titanomys visenoviensis
Rhodanomys schlosseri
Plesiosminthus schaubi
Nyctinomus cf. *stehlini*
Amphicyon cf. *eseri*
Amphicyon cf. *lemanensis*
Amphicyon sp.
Proailurus cf. *lemanensis*
Plesictis sp.
Cynodictis sp.

Source : MNHN, Paris

Le gisement a également fourni une importante faune d'invertébrés. La liste nous en est fournie par R. Rey (1966) qui cite :

Valvata cf. *circinata*
Paladihia (Lartetia) paulhiacensis
Galba subpalustris minor
Radix subovata
Lymnacea subovata
Planorbarius cornu
Planorbarius crassus
Gyraulus dealbatus
Gyraulus applanatus
Carychiam antiquum
Carychium fischeri
Carychium eumicron
Cochlicopa subrimata
Truncatellina cryptodus
Gastrocopta turgida
Pupilla selecta
Vallonia sandbergeri
Vallonia lepida
Strobilops uniplicata
Strobilops diptyx
Discus discalus
Miozonites algiroides
Cecilioides aurillacensis
Pseudoleacina sp.
Leuchochroa baumbergeri
Caseolus ramondi
Leuchochroopsis cf. *leptolama*
Cepaea subsalcosa
« *Helix* » *eumicron*

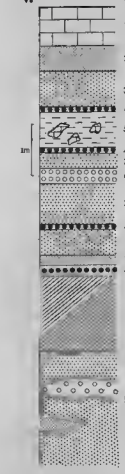


Fig. 3. — Coupe schématique du gisement de Paulhiac :

1 : Calcaire blanc; 2 : Marnes sableuses beiges; 3 : Marnes beiges; 4 : Marnes noires; 5 : Marnes beiges et calcaire; 6 : Marnes à forte teneur en calcaire; 7 : Marnes brunes; 8 : Marnes beiges et brunes; 9 : Alternance de marnes, argiles, sables et poudingues.

L'auteur remarque que cette liste de Gastéropodes évoque l'horizon malacologique du calcaire blanc de l'Agenais.

Des recherches récentes ont amené la découverte, dans le gisement, de graines de Charophytes étudiées par M. Castel (1968) qui signale la présence de *Rhabdochara langeri*, *Chara notata* et *Rantziniella nitida*. Ces espèces présentent de nettes affinités avec la flore oligocène ; elles caractérisent un niveau postérieur à celui de Marseille-Saint-André, mais antérieur au Néogène.

Le gîte à Vertébrés est intercalé dans un lambeau de calcaire blanc de l'Agenais, au sommet d'une petite butte située à côté du village de Paulhiac, Lot-et-Garonne. Les assises fossilifères, épaisses de 8 m environ, présentent une succession de faciès très variés. On y rencontre du calcaire, des marnes, des argiles, du poudingue ou des sables (fig. 3). A la base, la stratigraphie est assez confuse ; certaines couches forment des lentilles qui disparaissent rapidement ou sont ravinées par les séries supérieures. Au-dessus, la sédimentation révèle une plus grande stabilité, les couches deviennent plus régulières, et l'on observe une alternance d'argiles noires et de marnes qui se succèdent jusqu'au toit du gisement, formé par le calcaire blanc de l'Agenais sous son faciès normal. Il est possible de rencontrer des fossiles dans toute la série, y compris dans le calcaire ; cependant certaines strates sont plus riches que d'autres, en particulier la couche supérieure d'argiles noires recèle un nombre considérable d'ossements dans un état de conservation plus ou moins bon et se trouve littéralement pétrie de fragments de plaques de tortues. La coupe, largement ouverte depuis nos campagnes de fouilles, ne permet plus d'envisager l'hypothèse d'un dépôt d'origine karstique.

La première prospection sur ce gisement fut l'œuvre de G. Vasseur. Le matériel qu'il a récolté se trouve actuellement conservé à la Faculté des Sciences de Marseille. Par la suite, le propriétaire du terrain exploita les couches fossilifères au bénéfice du Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. La collection de ce Musée contient, en particulier, un magnifique crâne de *Diceratherium*, une mandibule d'un Amphicyonidé de grande taille et de nombreuses dents de petits Mammifères, pièces qui font défaut dans la collection de Marseille. Il y a quelques années, C. Guth ouvrait à nouveau le gisement et voulait bien nous en confier l'exploitation. Depuis lors, une dizaine de campagnes de fouilles nous ont permis d'exhumer un abondant matériel. Quelques ossements, trouvés en connection anatomique ou

Source : MNHN, Paris

étroitement associés, sont venus rehausser l'intérêt de ces nouvelles trouvailles. D'autre part, le lavage-tamisage systématique des déblais d'exploitation a amené la mise au jour d'une faune de micro-Mammifères, parmi lesquels les Rongeurs sont prépondérants.

B. — Le gisement de Moissac 1 — Lespinasse.

Le gîte à Vertébrés de Moissac I se trouve au sein d'une masse molassique, encadrée par les deux calcaires de l'Agenais, à proximité du vallon de La Madeleine, qui fournit à Cuvier le type de son « *Rhinoceros* » *minutus*. Découvert par M. Guillou, propriétaire de la ferme Lespinasse, qui favorisa nos recherches, il nous fut signalé par notre collègue S. Baudelot, de la Faculté des Science de Toulouse. C'est en collaboration avec cette dernière que nous avons écrit deux brèves notes (1966, 1968), sur les Rongeurs du gisement, seules publications relatives à cette station.

La faune est relativement pauvre en nombre d'espèces et d'individus. Les Mammifères de grande taille y font entièrement défaut et la recherche des restes de petits Mammifères, par la méthode du lavage-tamisage, est assez décevante car le sable, qui compose la majeure partie de la gangue, est difficile à éliminer. Cependant la position stratigraphique du gisement rend son étude extrêmement importante : plus récent que le calcaire blanc de l'Agenais et que le gîte de Paulhiac, il est plus ancien que le calcaire gris qui contient la faune de Laugnac.

Une autre circonstance vient accroître l'intérêt du gisement de Moissac I. A quelques centaines de mètres de lui, sur le versant opposé du même vallon, existe un deuxième gisement, celui de Moissac II, situé cette fois dans la molasse de l'Agenais, sous le calcaire blanc. La faune, dont nous avons fait une étude sommaire, se révèle identique à celle de La Milloque. Nous avons là une indication supplémentaire sur l'antériorité de cette faune par rapport au calcaire blanc de l'Agenais. Le fait est confirmé cette fois, par la présence de la faunule de Moissac I, plus récente que ce calcaire et, nous le verrons au cours de ce travail, plus jeune également que la faune de Paulhiac.

C. — Le gisement de Laugnac.

C'est encore à G. Vasseur que l'on doit la découverte du gisement de Laugnac. Nous empruntons à M. Richard (1948) les indications suivantes : il « est situé à 2,800 km environ au Sud-Est du village de Laugnac, sur le bord de la route d'Agen à Castelmoron. Cette route s'élève, au Sud de Laugnac, jusqu'à la cote 190, et, en ce point, se rencontre avec la route de Sainte-Livrade. C'est à 200 m environ avant ce croisement, près de la ferme Marcel, que se trouve le niveau fossilifère ». Il s'agit d'une lentille de marne sableuse noirâtre, intercalée dans le calcaire gris de l'Agenais. Quelques notes brèves de Vasseur faisaient connaître le gîte fossilifère et donnaient les résultats sommaires de l'étude de la faune ; l'auteur n'eut pas le temps d'approfondir son étude. Repelin, son successeur à la chaire de Géologie de Marseille, aborda l'examen des fossiles de Laugnac par la famille des Rhinocérotidés (1917). Malgré la richesse du matériel, le travail de Repelin laissait dans l'ombre un certain nombre de problèmes. Après les recherches de Repelin, divers auteurs ont fait allusion à la faune de Laugnac mais toujours de façon fragmentaire.

L'essentiel du matériel extrait de ce gisement se trouve à la Faculté des Sciences de Marseille, en particulier les magnifiques ossements de Rhinocérotidés décrits par Repelin ; malheureusement ces pièces ont beaucoup souffert des bombardements lors de la dernière guerre.

Le Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle possède une collection plus modeste, intéressante toutefois par la présence de restes de petits Mammifères, rares à Marseille.

Une campagne de fouilles (1964) effectuée sur le gisement de Laugnac, nous a permis de récolter un certain nombre de mâchoires et de dents isolées appartenant à des Mammifères de petite taille, parmi lesquels l'ordre des Rongeurs est le mieux représenté.

De même qu'à Paulhiac, M. Richard (1948) a donné une liste des Mammifères fossiles du gisement à partir des données de la littérature et de ses propres déterminations :

Source : MNHN, Paris

Peratherium lemanense
Aceratherium lemanense
Teleoceras (Brachypotherium) aginense
Palaeochoerus typus
Palaeochoerus meissneri
Hyotherium sp.
Cainotherium geoffroyi
Cainotherium communs
Dremotherium feignouxi
Amphitragulus gaudryi
Amphitragulus gracilis
Amphitragulus elegans
Amphitragulus cf. *major*
Myotis insignis
Stenofiber eseri
Pseudotheridomys parvulus
Cricetodon gerandianum
Titanomys visenoviensis
Piezodus branssatensis
Piezodus sp.
Amphicyon crassidens
Amphicyon lemanensis
Amphicyon rugosidens
Palaeogale angustifrons
Palaeogale minuta
Plesictis lemanensis
Herpestes lemanensis
Proailurus lemaneneis
Lutrictis sp.
Stenoplesictis sp.
Stenogale sp.

Il nous faut signaler les deux modifications apportées par J. Hürzeler (1945) à cette liste de faune. Elles concernent le genre *Cricetodon*, représenté, non par l'espèce *gerandianum*, mais par une forme affine de *C. infralactorense* et le genre *Piezodus*, signalé par erreur à la place de *Prolagus* cf. *vasconiensis*. Ces deux espèces existent dans le Burdigalien inférieur d'Estrepouy, et trahissent la position élevée qu'occupe dans l'Aquitanien, le gisement de Laugnac.

Parallèlement à l'étude de la faune de Laugnac, nous avons été amené à examiner les fossiles provenant du gîte de Nicot. Selon Vasseur, « le niveau fossilifère de la ferme Marcel se continue également sous le plateau de Laugnac et reparaît au Nord vers Nicot, à 2,250 km du lieu de nos fouilles ». La faune de Nicot est identique à celle de Laugnac, et, dans ce mémoire, nous ne distinguerons que par principe les Mammifères provenant de ces deux localités.

IV. — PRINCIPAUX TRAVAUX CONSACRÉS AUX FAUNES DE L'AQUITANIEN

Si, par un hasard curieux, les faunes aquitaniennes de l'Agenais n'ont jamais suscité de travaux importants, il n'en est pas de même en ce qui concerne les fossiles du même étage recueillis en Limagne bourbonnaise. Les gisements du bassin de Saint-Gérand-le-Puy furent découverts dans la première moitié du XIXe siècle, lors de l'exploitation de carrières de pierre à chaux. Dès cette époque, les travaux de Geoffroy, Bravard et surtout Pomel firent connaître les Mammifères aquitaniens. Blainville, dans son « Ostéographie », et Gervais, dans la « Zoologie et Paléontologie française », eurent l'occasion de figurer de nombreuses pièces provenant de l'Allier. On peu considérer le « Catalogue méthodique » de Pomel (1853) comme une mise au point sur cette première phase des travaux. On y trouve la définition de la plupart des espèces extraites à cette époque des gisements de Saint-Gérand. Mais, l'absence de figures, la disparition d'une grande partie des pièces de la collection Pomel et le caractère succint de l'ouvrage rendaient nécessaire une révision de l'ensemble de la faune. C'est le travail qu'entreprit Filhol (1879). L'auteur bénéficiait des échantillons qu'il avait personnellement recueillis, de ceux récoltés par Milne-Edwards et conservés au Muséum National d'Histoire Naturelle, des pièces rassemblées à la Faculté des Sciences et au Muséum de Lyon et de diverses collections privées. Malheureusement, comme le note R. Lavocat (1951), cette révision n'apportait pas « tout ce qu'on aurait pu en attendre ». Les descriptions et l'iconographie laissent souvent à désirer, tandis que les comparaisons avec les faunes voisines ne sont, en général, même pas ébauchées. Un demi-siècle plus tard, J. Viret (1929) écrivait sa monographie sur « les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise ». Cet ouvrage, bien documenté, écrit par un fin observateur, a constitué pour nous un thème de références essentiel. Cependant les chapitres consacrés à l'étude des Rhinocérotidés et à celle des Rongeurs, assez

Source : MNHN, Paris

mal représentés dans le matériel de l'Allier, présentaient quelques lacunes que nous avons essayé de combler.

En revanche, un autre gisement français, celui de Bouzigues (Hérault), a livré une faunule de petits Mammifères parmi lesquels les Rongeurs sont très abondants. L'étude préliminaire de cette station, connue depuis longtemps, a été faite par L. Thaler (1966), qui, le premier, a établi son âge aquitanien. Notre collègue a bien voulu nous confier un matériel qui nous a permis d'apporter quelques précisions d'ordre chronologique et de mieux situer les rapports que présentent entre eux les Rongeurs de l'Aquitanien.

Divers gisements d'Allemagne ont également fourni des fossiles de l'Aquitanien. En particulier les stations du bassin de Mayence dont la faune a été étudiée par Von Meyer et surtout Schlosser, en ce qui concerne les Carnivores et les Rongeurs, et Roman pour les Rhinocérotidés.

On connaît aussi en Suisse des gisements d'âge aquitanien dont les fossiles ont fait l'objet de quelques notes de la part de J. Hürzeler, Schaub et Stehlin.

Comme on peut le constater par ce survol rapide des principaux ouvrages consacrés aux Mammifères de l'Aquitanien, la plupart des études sont ou fragmentaires ou déjà anciennes. Les ordres des Rongeurs et des Périssodactyles demeuraient particulièrement négligés, faute souvent des documents nécessaires à leur étude. Une révision à la lumière de nouvelles découvertes devenait donc nécessaire. Le matériel inédit provenant des gisements agenais nous a permis d'entreprendre cette tâche. Les Carnassiers, mieux connus, constituent un ensemble si touffu que chaque découverte nouvelle conduit à réviser certaines conceptions.

1 564 038 6

Source : MNHN, Paris

ORDRE DES RONGEURS

FAMILLE DES CRICETIDAE

SOUS-FAMILLE DES CRICETODONTINAE

Genre *EUCRICETODON* Thaler 1966.

Les *Cricetodontinae*, parents éloignés des Hamsters actuels, constituent une sous-famille exclusivement fossile. Leur origine est encore à peu près inconnue. Selon Schaub, ils pourraient dériver de *Pauromys*, de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord. Le genre *Cricetodon* est présent à partir du Sannoisien (Ronzon ?, Hoogbutsel) dans les gisements du Tertiaire européen. Pendant l'Oligocène, il paraît déjà fortement diversifié, en effet plusieurs espèces ont été décrites, appartenant sans doute à des rameaux distincts. Cependant, la plupart de ces formes s'éteignent avant l'Aquitanien. A partir du Burdigalien une immigration importante amène un nouveau faisceau de lignées et on peut dénombrer jusqu'à sept espèces dans le gisement vindobonien de Sansan. Entre ces deux périodes de prospérité, c'est-à-dire pendant toute la durée de l'Aquitanien, un seul rameau ou presque persiste dans nos régions.

A la suite de travaux récents (Freudenthal, 1963-1965 ; Fahlbusch, 1964), les formes du Miocène ont pu être subdivisées en plusieurs genres ou sous-genres qui expriment leurs liens généalogiques de façon satisfaisante. Il n'en est pas de même en ce qui concerne les espèces oligocènes. L. Thaler (1966) a proposé de les grouper toutes dans le sous-genre *Eucricetodon*, élevé ensuite au rang générique, sans préciser par ailleurs les critères phylétiques, biométriques ou morphologiques qui permettraient de définir ce nouveau taxon. Pour des raisons de commodité, c'est la position que nous adopterons ici, sans nous leurrer cependant sur le caractère probablement hétérogène d'un tel assemblage. L'auteur précisait lui-même qu'à l'avenir cette appellation devrait sans doute être réservée aux représentants de l'unique lignée aquitanienne, à ses ancêtres et à ses descendants directs. A travers les dépôts de la « Trilogie agenaise » nous pouvons assister aux divers changements qui affectent ce dernier phylum. Ils se traduisent par une augmentation graduelle de la taille et par des déplacements des crêtes d'émail qui modifient le dessin présenté par la face occlusale des molaires. Nous verrons ces caractères lors de la description du matériel. Nous avons pu reconnaître deux espèces distinctes, situées aux termes inférieur et supérieur de la série sédimentaire. A celles-ci, il faut ajouter une troisième forme qui, par sa position stratigraphique et ses caractères morphologiques, paraît se placer entre les deux précédentes, Nous considérerons tout d'abord ces différentes espèces sous un angle purement morphologique avant d'aborder une analyse biométrique.

Cependant, avant toute approche descriptive, il nous a semblé utile de préciser sur un schéma la nomenclature assez particulière employée pour l'étude de ce groupe de Rongeurs (Fig. 4).

Source : MNHN, Paris

ÉTUDE MORPHOLOGIQUE

Eucricetodon collatum (Schaub) 1925.

(Fig. 4).

L'espèce fut créée par Schaub (1925) à partir de matériaux d'origine différente ; certains provenaient de Paulhiac, d'autres, du gisement de Küttingen (Suisse). L. Thaler (1966) proposa d'élire comme lectotype la pièce de Küttingen (Schaub, 1925, Pl. 1, fig. 14). Or il n'est pas du tout évident que nous soyons en présence d'une seule et même espèce dans les deux gisements. Ajoutons en outre que Schaub considérait *E. praecursor*, des Phosphorites du Quercy, du Puy de Montdoury (Les Chauffours) et de Rickenbach, comme l'ancêtre de *E. collatum*. Si l'on considère l'âge de ces différents gisements, on est amené à se demander quels peuvent être d'une part les rapports exacts entre les formes trouvées au Puy de Montdourg, Rickenbach et Küttingen, proches dans le temps mais non contemporaines et d'autre part ceux qui pouvaient exister entre elles et l'espèce qui nous intéresse, celle de Paulhiac, plus récente. Une étude biométrique permettrait sans doute d'établir de façon plus précise les traits qui unissent ou qui séparent ces populations successives de Rongeurs. Un tel travail sortirait cependant du cadre de ce mémoire et nous conserverons l'appellation *Eucricetodon collatum* pour désigner l'espèce de Paulhiac.

DESCRIPTION

Mâchoire inférieure.

— Sur M_1, le prélobe, petit, est parfois isolé, mais le plus souvent relié au métaconide par le cingulum antéropalatin ; dans quelques cas on observe également une ébauche de liaison par l'intermédiaire du bras antérieur du protoconide. Proto- et métaconide sont normalement unis par leur bras postérieurs (crête transversale antérieure), mais peuvent aussi être séparés. Dans certains cas, la présence sur ces deux tubercules du bras antérieur détermine une liaison supplémentaire en avant de la crête transversale antérieure. La crête longitudinale, sensiblement parallèle au plan sagittal, atteint en avant la face postérieure du protoconide et, en arrière, le milieu de la crête transverse postérieure. Le mésolophide est court ou absent ; le mésoconide présente alors deux côtes, externe et interne, de volume sensiblement égal. Dans quelques rares cas, l'interne (antimésolophide) est même un peu plus développée. La crête transverse postérieure est normale à l'axe antéro-postérieur ; toutefois, la partie correspondant à l'entoconide peut être légèrement décollée vers l'avant. Le bras postérieur de l'hypoconide peut être court, vestigial ou faire totalement défaut. Le cingulum postérieur, toujours présent du côté interne, est absent ou à peine marqué sur la face distale de l'hypoconide.

— M_2 possède un cingulum antérieur complet, relié par son milieu à la crête transverse antérieure. Sur deux des exemplaires que nous avons observés, cette crête transverse est incomplète par défaut du bras antérieur du métaconide. Le bras postérieur du protoconide est généralement bien développé ; le plus souvent libre, il atteint quelquefois la base de la face distale du métaconide. On peut noter dans quelques rares cas, la présence d'un bras postérieur du métaconide. Le mésolophide est court ou absent ; il ne dépasse jamais la moitié de la distance qui sépare le bord vestibulaire de la crête longitudinale. La crête transverse postérieure est semblable à celle de M_1. Le bras postérieur de l'hypoconide peut atteindre un certain développement mais, le plus souvent, il est réduit ou manque complètement.

— Le talonide de M_3 est moins large que le trigonide ; son bord distal est arrondi. Les tubercules postérieurs, fortement réduits, se confondent presque avec les crêtes. La partie antérieure ressemble à son homologue sur M_2, mais la vallée limitée par le cingulum antéro-lingual et le métaconide est en général plus étroite. Le bras postérieur du protoconide est toujours bien développé, atteignant

Source : MNHN, Paris

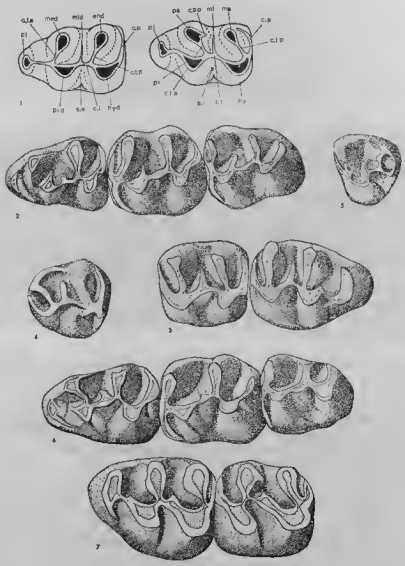


Fig. 4.

1. — Nomenclature utilisée pour la description des molaires du genre *Eucrictodon* :
c. l, crête longitudinale ; c.p, cingulum postérieur ; c.p.p, corne postérieure du paracone ; c.t.a, crête transverse antérieure ; c. t. p, crête transverse postérieure ; end, entoconide ; hy(d), hypocone(ide) ; me (d), métacone (ide) ; ml (d) ; mésolophe (ide) ; pa, paracone ; pl, prélobe ; pr (d), protocone (ide) ; s.e., sinus externe ; s.i., sinus interne.

Eucrictodon collatum — Paulhiac :

2. — M_{1-2} inf. g. (Ph. 42).
3. — M^{1-2} sup. d. (Ph. 32).
4. — M^3 sup. d. (Ph. 912).
5. — M^3 sup. g. (Ph. 932).

Eucrictodon aquitanicum — Laugnac :

6. — M_{1-2} inf. g. (Lg. 10) — Holotype.
7. — M^{1-2} sup. g. (Lg. 7) — Paratype.

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

quelquefois le bord externe de la dent. Le mésolophide et le bras postérieur de l'hypoconide n'existe jamais ; tout au plus aperçoit-on quelquefois des vestiges du premier. La crête transverse postérieure ne diffère pas de celle de M_1 et M_2.

Mâchoire supérieure.

— Le prélobe de M^1, simple, est soit isolé, soit relié à la première paire de tubercules (surtout au paracone) par l'intermédiaire du cingulum. Nous avons constaté le dédoublement du prélobe de façon exceptionnelle ; dans ce cas, le mamelon le plus interne était rattaché au bras antérieur du protocone. Les deux premiers tubercules possèdent souvent un bras antérieur rudimentaire ; ils sont reliés entre eux par leur bras postérieur, liaison sensiblement perpendiculaire au plan sagittal de la dent. Le développement du mésolophe est assez variable ; il atteint rarement le bord externe. Le mésostyle n'existe pas ou il est rudimentaire. La crête transverse postérieure est normale à l'axe longitudinal de la dent ou même légèrement dirigée vers l'avant (crête proverse). De ce fait, le dernier synclinal, entre cette crête et le cingulum postérieur, a un développement normal.

— M^2 possède un cingulum antérieur complet et relié au protocone. Les crêtes transverses, antérieure et postérieure, sont légèrement proverses. Vers l'avant, la crête longitudinale se recourbe brusquement pour rejoindre le bord postéro-externe du protocone ; ainsi elle n'atteint pas la crête transverse antérieure. Sur un échantillon cependant nous avons pu noter la présence simultanée d'un bras postérieur du proto- et du paracone réalisant une crête transverse antérieure secondaire liée directement à la crête longitudinale ; la crête transverse primaire était alors vestigiale. Le mésolophe, généralement court, peut néanmoins atteindre quelquefois le bord externe. Le mésostyle est faible ou absent. Le dernier synclinal est bien développé.

— La partie distale de M^3 est fortement réduite. Les tubercules sont partiellement effacés à l'exception du paracone et, à un degré moindre, du protocone. Le cingulum antérieur, et par suite le premier synclinal, sont souvent réduits. La crête longitudinale peut, vers l'avant, rejoindre directement le protocone, déterminant un sinus interne réduit ; elle peut aussi atteindre la crête transverse et le sinus devient long et étroit. Dans ce dernier cas, le sinus peut être transformé en fossette par un contact (et une fusion partielle) entre proto- et hypocone. Le mésolophe est toujours présent, mais son développement est sujet à de grandes variations.

Eucricetodon aquitanicum Baud. et de Bon. 1968.

(Fig. 4).

L'espèce a été définie à partir de matériel provenant du gisement de Laugnac (Baud. et de Bon., 1968). De nombreux auteurs avaient assimilé les spécimens de Laugnac à *E.* « *gerandianum* » du bassin de Saint-Gérand-Le-Puy, certains autres les avaient rapprochés de *E. infralactorense* du Burdigalien inférieur d'Estrepouy. Nous avons estimé que les imprécisions qui régnaient sur l'espèce de la Limagne bourbonnaise, les particularités que nous avons relevées sur les rares pièces provenant de Saint-Gérand, devaient entraîner une distinction taxonomique avec le Cricétidé de Laugnac. D'autre part, nous montrerons plus loin que, malgré des ressemblances certaines, il était possible de distinguer ce dernier de *E. infralactorense*.

Description.

Les dents de *E. aquitanicum* ont une structure plus épaisse et sont plus grandes que celles de *E. collatum*.

Molaires inférieures.

Il n'y a jamais trace, sur les trois molaires, des bras postérieurs du proto- et de l'hypoconide. M_1 possède un prélobe bien détaché ; ses liens avec la première paire de tubercules peuvent faire inter-

Source : MNHN, Paris

venir le cingulum, surtout du côté interne, ou le bras antérieur du proto- ou du métaconide. Plusieurs liaisons peuvent coexister, déterminant de petites fossettes entre bras antérieurs et cingulum. L'union par l'intermédiaire du bras antérieur du métaconide peut être prédominante et amener la disparition du cingulum antéro-palatin. Enfin, dans quelques rares cas, on n'aperçoit aucune liaison bien nette. Proto- et métaconide sont généralement unis par leur bras postérieur, mais ils peuvent aussi être pratiquement séparés l'un de l'autre. Le mésolophide est court. L'ectolophide, fortement oblique vers l'arrière et vers l'intérieur, s'insère sur l'entoconide à son extrémité distale. Ce dernier tubercule est décalé vers l'avant par rapport à l'hypoconide et la crête transverse postérieure est oblique vers l'arrière et l'extérieur.

— Sur M_2, métaconide et entoconide sont tous deux décalés vers l'avant. Par suite le cingulum antérieur disparaît du côté lingual et les deux crêtes transverses sont fortement inclinées vers l'arrière et l'extérieur. La crête longitudinale ressemble à celle de M_1, elle porte un mésolophide court ou vestigial.

— La partie antérieure de M_3 présente le même dessin que la dent qui la précède. Le mésolophide manque ici totalement, tout au plus son emplacement peut-il être signalé par un renflement de la crête longitudinale. La partie distale de la dent est étroite et arrondie ; les tubercules y sont effacés et plus ou moins fondus dans les crêtes, plus peut-être que chez *E. collatum*.

Molaires supérieures.

— Le prélobe de M^1 est large, parfois divisé en deux mamelons. Il est rattaché au protocone par l'intermédiaire du bras antérieur et non par le cingulum. Les crêtes transverses présentent une allure nettement rétroverse ; le bras postérieur du paracone et l'endolophe, ce dernier très oblique, sont presque en continuité. Le mésolophe est faible, voire simplement indiqué par un renflement de la crête longitudinale. La rétroversion de la crête transverse postérieure tend à réduire le dernier synclinal et le postérolophe, jusqu'à, dans quelques cas, les éliminer à peu près totalement.

— Le cingulum antéro-vestibulaire est absent sur M^2. Comme sur M^1, les liaisons sont rétroverses et la crête longitudinale fortement oblique. Le dernier synclinal est aussi très réduit. On remarque la présence, jamais notée chez *E. collatum*, d'une corne postérieure du paracone. Le mésolophe, normalement faible, peut être un peu plus développé et se souder parfois à la corne postérieure du paracone ; en aucun cas, il n'atteint le bord externe.

— M^3, toujours réduite, a souvent un contour plus ou moins arrondi. Le schéma que dessinent les crêtes d'émail est très variable. Certains spécimens présentent un plan général analogue à celui d'une molaire normale. La partie proximale est assez semblable à celle de M^2, mais le protocone est étiré vers l'arrière ; le sinus interne est profond, le mésolophe assez long, la partie postérieure réduite, avec des tubercules plus effacés que chez *E. collatum* ; la crête transverse postérieure et le cingulum sont toujours présents. Parmi les modifications possibles, on peut noter la fusion du proto- et de l'hypocone, qui aboutit à la fermeture du sinus interne, la rupture de la liaison entre la crête longitudinale et la crête transverse antérieure, l'union du mésolophe et de la corne postérieure du paracone, ainsi que diverses modifications de détail dans le tracé des différentes crêtes.

Eucricetodon aff. *collatum* (Schaub) 1925.

Cette forme provient du gisement de Moissac. Sa position stratigraphique, entre le calcaire blanc et le calcaire gris de l'Agenais, est intermédiaire entre celle des deux espèces précédemment décrites. Malheureusement, notre échantillonnage, relativement modeste, ne pourra nous permettre une comparaison suffisamment détaillée entre les trois populations de Rongeurs.

Source : MNHN, Paris

Description.

Mâchoire inférieure.

— M_1 possède un prélobe relativement court, relié en général au métaconide par le moyen du cingulum. On remarque toutefois la présence éventuelle du bras antérieur du méta- ou du protoconide, pouvant relier ce dernier au prélobe. La crête longitudinale est à peine oblique et le mésolophide très réduit. La crête transverse postérieure est sensiblement normale au plan sagittal. Un léger renflement indique parfois l'emplacement du bras postérieur de l'hypoconide.

— Sur M_2 le cingulum antérieur, en général complet, peut voir quelquefois sa portion palatine extrêmement réduite, presque effacée. Tandis que le bras postérieur du protoconide existe dans la plupart des cas, celui de l'hypoconide n'est que vestigial ou même absent. L'orientation des crêtes transverses diffère assez peu de celle que l'on observe chez *E. collatum*.

— Dans quelques cas le cingulum antérieur de M_3 disparaît du côté vestibulaire. Le bras postérieur du protoconide fait défaut sur un des spécimens. Ces deux caractères évoquent ce que l'on connaît chez *E. aquitanicum*. La partie postérieure de la dent ne présente pas de particularités notables.

Molaires supérieures.

— Le prélobe de M^1 se dédouble rarement ; sa liaison avec la première paire de tubercules se fait par l'intermédiaire du cingulum. Les bras antérieurs du proto- et du paracone sont rudimentaires ou absents. Le mésolophe est court et le mésostyle n'existe pas. Dans l'ensemble, la crête transverse postérieure apparaît comme légèrement plus rétroverse que chez *E. collatum*. Corrélativement, la dernière vallée semble un peu plus étroite.

— M^2 rappelle beaucoup son homologue chez *E. collatum*. En particulier, la crête longitudinale rejoint directement le protocone et non la crête transverse antérieure. Toutefois, la crête transverse postérieure peut être légèrement rétroverse, tandis que le mésolophe reste court ou moyen et n'atteint en tout cas jamais le bord externe.

— On observe sur M^3 des variations semblables à celles qui existent chez *E. collatum* ou *E. aquitanicum*.

Conclusions.

Comme nous le rappelions au début de ce chapitre, Schaub considérait, à juste titre, *E. praecursor* comme l'ancêtre probable de *E. collatum*. Il s'en distingue par une taille légèrement plus faible, des tubercules et des crêtes paraissant plus graciles, un mésolophe long sur la deuxième molaire supérieure et un sinus interne court sur la M^3 ; on peut ajouter à ceci la présence d'un mésolophide sur une M_2 de La Mine des Roys, attribuée à *E. praecursor* par L. Thaler (1966). Chacun de ces traits peut se retrouver de façon plus ou moins sporadique sur les molaires de Paulhiac. La gracilité des structures d'une dent est difficile à évaluer d'une façon précise ; on remarque par ailleurs certaines variations de ce caractère chez *E. collatum*. Chez ce dernier, nous avons vu ci-dessus que le mésolophe des molaires supérieures était susceptible, dans certains cas, d'atteindre le bord externe. Quant à la brièveté du sinus interne de M^3, elle semble due à la fusion protocone-hypocone, fréquente chez tous les Cricétidés aquitaniens. Il est vrai que nous n'avons jamais remarqué de mésolophide sur les M_3 provenant des gisements de l'Agenais, mais il est toutefois indiqué par un léger renflement sur certains spécimens ; en outre cette structure n'existe pas sur le mandibule-type de *E. praecursor* figurée par Schaub. On voit donc qu'il est difficile d'établir une distinction bien nette entre ces deux espèces en se basant sur une simple description morphologique. En revanche il est probable qu'une étude biométrique permettrait une séparation beaucoup mieux tranchée. Chacune des particularités, qui permettent de distinguer *E. collatum*, paraît se répandre progressivement dans la population. Par exemple, la présence d'un mésolophe atteignant le bord vestibulaire de M^1M^2 semble normale chez les formes anciennes ; elle

Source : MNHN, Paris

tend à se raréfier dans les échantillons plus récents. Ainsi la fréquence d'apparition d'un (ou plusieurs) caractère pourrait servir de critère pour différencier les espèces successives.

L' « étape suivante » dans cette lignée de Rongeurs serait constituée par « *Eucricetodon gerandianum* » (Gervais). Le specimen-type, une hémimandibule portant M_1-M_3, provenait du gisement de Langy dans l'Allier. Cet exemplaire a, semble-t-il, été égaré depuis. La mauvaise qualité de la figure donnée par Gervais (1848, pl. 46, fig. 3) ne permet aucune interprétation du dessin formé par les crêtes d'émail ; tout au plus peut-on voir que M_1 possédait un prélobe réduit, était à peine plus grande que M_2, laquelle était sensiblement égale à M_3. Nous verrons, lors de l'étude biométrique de nos spécimens, que ce sont là des caractères qui rappellent *E. collatum*. En outre L. Thaler (1966) faisait remarquer que le gisement de Langy, dans lequel Pomel signalait *Archaeomys*, pourrait être un des plus anciens du bassin de Saint-Gérand-le-Puy. Son âge sensiblement identique à celui de Coderet, donc à peine moins récent que celui de Paulhiac, expliquerait parfaitement la présence de *E. collatum*. Schaub (1925) attribua à *E. gerandianum* une hémimandibule provenant de Montaigu-le-Blin (pl. 1, fig. 13), ainsi qu'un maxillaire supérieur de La Chaux de Sainte-Croix (pl. 3, fig. 14). Les pièces de ces deux gisements paraissent se situer à un stade évolutif intermédiaire entre *E. collatum* de Paulhiac et *E. aquitanicum* de Laugnac. Sur les molaires inférieures figurées par Schaub, le bras postérieur du protoconide a disparu sur M_2-M_3 ; cependant, le cingulum persiste le long de la face mésiale du métaconide. Sur un autre échantillon provenant de Montaigne-le-Blin (Mus. Bâle, n° SG 640) la première molaire inférieure possède toujours un bras postérieur de l'hypoconide. En ce qui concerne les molaires supérieures, si M^1 présente une crête postérieure rétroverse, il n'en est pas de même de M^2. Comparables par certains caractères à *E. aquitanicum*, les spécimens de Saint-Gérand et de La Chaux conservent encore des traits primitifs qui les rapprochent de *E. collatum*. On pourrait faire la même remarque à propos des pièces de Moissac que nous avons décrites ci-dessus. Il semblerait cependant que les structures archaïques, celles qui rappellent *E. collatum*, prédominent sur les exemplaires de l'Agenais : les bras postérieurs du proto- ou de l'hypoconide encore fréquents, les crêtes transverses normales à la crête longitudinale favorisent un rapprochement avec l'espèce de Paulhiac. Ces différentes constatations nous amènent à penser que le gisement de Moissac, plus récent que celui de Paulhiac, est cependant plus ancien que ceux de Montaigu-le-Blin ou La Chaux de Sainte-Croix.

Reste pour nous la question de savoir si une coupure d'ordre spécifique entre ces diverses populations d'*Eucricetodon* peut être justifiée. Les formes de Saint-Gérand et de La Chaux paraissent différer suffisamment de celles de Paulhiac et de Laugnac pour nécessiter un nom d'espèce particulier. Cependant une définition précise de ce taxon nécessiterait, non pas l'étude de quelques individus, fut-elle détaillée, mais celle de toute une population. En outre, le synchronisme parfait du gisement suisse et des célèbres gisements de Limagne bourbonnaise — et donc l'identité des fossiles qui en proviennent — n'est pas établie de façon certaine. Si une espèce doit être définie, elle ne pourra l'être qu'à partir d'un seul gisement. Ajoutons que l'échantillon envisagé devra être assez grand pour permettre une comparaison détaillée avec les formes voisines. Dans l'état actuel de nos connaissances, les dents provenant de Moissac ne s'intègrent pas de façon satisfaisante dans une des espèces existantes, pas plus que dans une espèce éventuelle, définie à partir des exemplaires de Saint-Gérand ou La Chaux. Devra-t-on établir pour elles une nouvelle coupure taxonomique ? Nous voyons ici la difficulté qui existe lorsqu'il s'agit de circonscrire une espèce paléontologique en présence d'un matériel abondant. L'apport de documents inédits place sans cesse de nouveaux jalons entre les repères existants et rend de plus en plus arbitraires les critères jusqu'alors employés pour définir les espèces. Nous ne pensons pas que l'usage d'une nomenclature trinominale (ou tétra...) puisse être considéré comme une solution satisfaisante à cette question. Elle peut masquer parfois, sans jamais le résoudre, un problème qui paraît tenir aux conditions propres à l'évolution des êtres vivants. La vie se développe et progresse sans solution de continuité et les coupures placées le long d'un même rameau sont condamnées à ne représenter que des vues de l'esprit.

Les diverses tendances que nous avons observées en examinant cette lignée d'*Eucricetodon* apparaissent avec un caractère plus affirmé chez *E. aquitanicum*. Le bras postérieur du protoconide de M_2-M_3 et celui de l'hypoconide de M_1-M_2 ont totalement disparu. Sur la face mésiale du métaconide des deuxième et troisième molaires inférieures, il n'y a également plus trace de cingulum. Le méso-

Source : MNHN, Paris

lophe des deux premières molaires supérieures est toujours court et les liaisons sont nettement rétroverses. *E. aquitanicum* se distingue donc assez bien des formes que nous connaissons dans des gisements plus anciens. Il n'en est pas de même en ce qui concerne l'espèce qui lui succède dans le temps, *E. infralactorense* des sables d'Estrepouy. Le premier J. Hürzeler (Stehlin 1935, in litteris) soulignait la parenté étroite qui lui paraissait unir les deux fossiles de l'Agenais et de l'Armagnac. C'est d'ailleurs sous le nom de *Cricetodon infralactorense* qu'il citait le Rongeur de Laugnac dans sa remarquable mise au point sur la position stratigraphique des gisements aquitaniens d'Europe (1946). L. Thaler (1966) distinguait cependant *E. aquitanicum* (specimens provenant de Bouzigues et à peu près identiques à ceux de Laugnac) d'*E. infralactorense*. Une étude des exemplaires provenant d'Estrepouy conservés au Musée de Bâle nous a également permis de relever certaines différences entre les deux espèces. Sur les pièces de l'Armagnac le prélobe de M_1 est plus souvent et plus nettement divisé en deux mamelons distincts, les liaisons encore plus rétroverses, déterminant une réduction plus grande du dernier synclinal, tandis que la crête longitudinale, très oblique, se trouve dans l'alignement du bras postérieur du protocone. Dans leur ensemble, les dents d'Estrepouy présentent des crêtes plus épaisses que celles de Laugnac. L'écart morphologique demeure cependant assez mince entre les deux populations. Aucun trait véritablement marquant ne les sépare ; tout au plus peut-on voir, chez *E. infralactorense*, l'accentuation des tendances propres à la lignée. Mais l'étude biométrique (voir plus loin) nous a montré que les différences de taille entre les deux échantillons étaient assez nettes. Cette particularité, jointe aux autres caractères discriminants, nous a semblé suffisante pour justifier le maintien de deux espèces distinctes.

En résumé, l'évolution morphologique de cette lignée d'*Eucricetodon* consiste dans la disparition progressive de certaines structures (bras postérieur du proto ou de l'hypoconide...) tandis que d'autres régressent (cingulum médial des molaires inférieures, mésolophe) ; ces phénomènes s'accompagnent du dédoublement du prélobe de M^1 et du déplacement des crêtes transverses. En examinant les populations successives, on s'aperçoit que tous les caractères ne se sont pas modifiés de façon synchrone. Chacun paraît se comporter de façon indépendante, il y a là un type d'évolution en mosaïque. Nous avons pu observer à Paulhiac le prélobe de M^1 dédoublé alors que les liaisons étaient nettement transverses ; en revanche à Laugnac, des liaisons fortement rétroverses peuvent accompagner un prélobe formé d'un tubercule unique. On pourrait ainsi multiplier les exemples. On constate donc, d'une part que les caractères ancestraux coexistent parfaitement avec d'autres traits plus évolués et d'autre part que ces derniers ne sont pas génétiquement liés entre eux, chacun apparaît ou se modifie pour son propre compte.

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

La taille des Cricétidés augmente avec régularité pendant la durée de l'Aquitanien. Ceci va nous permettre d'apporter un critère supplémentaire pour distinguer entre elles les populations provenant des différents gisements. D'un point de vue stratigraphique, les comparaisons de taille présentent un grand intérêt. En effet l'âge relatif d'un gîte fossilifère peut être déterminé avec une grande précision d'après les dimensions des Cricétidés qu'il contient. L'objectivité de l'approche biométrique peut compenser, dans certains cas, les aléas d'un simple examen morphologique.

En plus des fossiles provenant des gisements aquitaniens de l'Agenais, nous avons fait intervenir dans nos calculs des fossiles recueillis à Estrepouy et à Coderet. Les mensurations, que nous a aimablement communiquées notre collègue M. Hugueney, nous ont permis de confirmer la distinction que nous avions établie entre *E. aquitanicum* de Laugnac et *E. infralactorense* d'Estrepouy. Nous avons pu également constater, entre les Cricétidés de Paulhiac et de Coderet, des différences de taille et de proportions qui indiqueraient la présence de deux populations distinctes, présentant des tendances évolutives particulières.

Ajoutons que la faiblesse des échantillons, provenant du nouveau gisement de Moissac I, nous a interdit de les intégrer dans les calculs statistiques.

Nos analyses se décomposent en deux parties. L'une concerne l'étude des populations de Paulhiac

Source : MNHN, Paris

et de Coderet, l'autre se rapporte aux Cricétidés de Laugnac et Estrepouy. Entre les formes de Paulhiac et de Laugnac l'écart morphologique et les différences de taille sont tels qu'une comparaison statistique eut été redondante et ne s'imposait nullement. Dans un souci de précision nous n'avons comparé que des échantillons contenant un même nombre d'individus. Lorsqu'un des deux échantillons était plus faible que l'autre, nous en avons utilisé tous les individus et avons choisi un nombre égal de spécimens dans l'autre échantillon en utilisant pour cela une table des nombres au hasard. Nous avons employé le test de l'analyse de variance, la variable soumise à l'analyse étant la longueur des molaires, exprimée en 1/100 de mm. Nous avons effectué des calculs parallèles portant sur la largeur des molaires ; les résultats sont identiques à ceux concernant la longueur et nous n'avons pas jugé utile d'en faire état.

I. — Comparaison entre Paulhiac et Coderet.

J. Viret, qui découvrit le gisement de Coderet, y signala, le premier, la présence d'*E. collatum*. La forme qu'il avait sous les yeux ne lui paraissait pas différer de celles de Paulhiac et de Küttingen figurées par Schaub (1925). A l'occasion d'une révision récente du matériel de Coderet, M. Hugueney (1969) mettait en évidence des différences de taille et de proportions entre les rongeurs de ce gisement et ceux de Küttingen, station d'où provient le lectotype de l'espèce. Les écarts relevés par cet auteur justifiaient à ses yeux la création d'un nouveau taxon pour les cricétidés de Limagne, *E. collatum longidens*. Le gisement de Coderet est à peine plus ancien que celui de Paulhiac, l'étude comparative des deux populations s'annonçait donc pleine d'intérêt.

A. — *Analyses de variances.*

	Paulhiac		Coderet			
	m	s^2	n	m	s^2	F
M_1	175	68	76	183	63	39**
M_2	160	75	82	176	43	189**
M_3	161	47	51	171	80	36**
M^1	206	80	87	217	103	50**
M^2	155	44	68	169	42	132**
M^3	129	36	41	143	61	75**

B. — *Analyse des résultats.*

L'analyse de variance montre clairement que les écarts de taille relevés entre les représentants du genre *Eucricetodon* provenant de Coderet et de Paulhiac ne sauraient être imputés au hasard de l'échantillonnage. Sur toutes les dents, on peut observer des différences hautement significatives. La forme de Coderet est plus grande que celle de Paulhiac. En outre, on remarque aussi les différences de proportions que présentent les deuxièmes molaires inférieures et supérieures par rapport au reste de la denture. Dans les deux cas, le F est largement supérieur à 100, alors qu'il reste dans les limites plus modestes pour les premières et les troisièmes molaires. Il est évident que nous avons affaire à deux

Source : MNHN, Paris

populations distinctes et, quoique la morphologie soit semblable dans les deux cas, qu'une différence taxonomique reflétant ce phénomène est parfaitement justifiée. Nous examinerons plus loin les rapports présentés par les deux formes de Paulhiac et Coderet avec la population-type de Küttingen.

II. — Comparaison entre Laugnac et Estrepouy.

A. — *Analyses de variance.*

	Laugnac			Estrepouy		
	m	s^2	n	m	s^2	F
M_1	212	36	49	224	137	46**
M_2	186	29	50	197	75	53**
M_3	161	68	33	173	161	21**
M^1	232	92	29	252	105	63**
M^2	173	51	26	189	62	58**
M^3	125	43	19	144	69	74**

B. — *Analyse des résultats.*

L'analyse de variance, portant sur la longueur des molaires, vient confirmer de façon nette les conclusions que nous avions adoptées après l'examen morphologique des Cricétidés de Laugnac et Estrepouy. Les deux populations sont parfaitement distinctes et ne sauraient être confondues. La taille d'*E. infralactorense* diffère de celle d'*E. aquitanium* de façon bautement significative et une séparation taxonomique entre ces deux formes est parfaitement justifiée. Nous sommes d'autant plus enclin à établir cette séparation que chacune de ces deux stations possède un facies faunistique bien particulier. Le gisement d'Estrepouy marque l'arrivée en Europe de la faune typique du Miocène. C'est là qu'apparaissent pour la première fois les Équidés venus d'Amérique du Nord et les Cervidés asiatiques. En revanche, nous ne trouvons à Laugnac que le reliquat de la faune autochtone de l'Oligocène. Une coupure spécifique, dans la lignée d'*Eucricetodon*, placée à ce niveau permet de mieux mettre en évidence ce phénomène.

III. — Conclusions sur l'analyse biométrique des Cricétidés.

Cette étude nous a permis de préciser les rapports et les différences qui existaient entre les représentants du genre *Eucricetodon* provenant de divers gisements d'Aquitaine ou de Limagne. Les différences de taille que nous avons relevées entre les populations de Laugnac et d'Estrepouy dénotent l'écart stratigraphique qui existe entre ces deux stations, celles que nous avons mises en évidence entre les formes de Paulhiac et de Coderet doivent être attribuées à un phénomène différent. En examinant des Cricétidés provenant d'autres gisements, nous pourrons avoir une vue générale sur l'évolution de cette lignée pendant la fin de l'Oligocène et le début du Miocène. Les mensurations moyennes

Source : MNHN, Paris

concernant les gîtes de mammifères de Saulcet et Küttingen nous ont été fournies par le travail de M. Hugueney (1969) sur les « Rongeurs de Coderet ». Le gisement de Küttingen (Suisse) est un peu plus ancien que celui de Paulhiac ; il contient une faune « stampienne » dont de nombreux éléments ont disparu au niveau de l'Aquitanien inférieur. Celui de Saulcet (Allier) serait un peu plus récent et son âge pourrait être voisin de celui de Paulhiac. Nous avons résumé toutes les données sur un diagramme représentant les différences des logarithmes des longueurs des molaires provenant des gisements étudiés par rapport à ceux des molaires d'*E. collatum* de Küttingen, station-type de cette espèce (Fig. 5). Le gisement de Moissac I a été porté sur le schéma à titre indicatif. Les quelques dents que nous avons récoltées, ne peuvent donner qu'une notion très approximative des dimensions moyennes de la population ; on peut même remarquer l'absence totale de la première molaire supérieure, les rares exemplaires de cette dent que nous avons eu sous les yeux étant plus ou moins brisés.

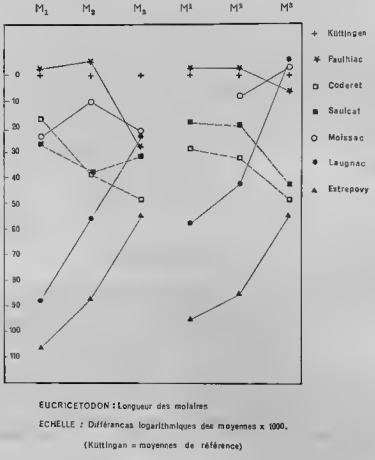


FIG. 5. — Comparaison de la longueur des molaires chez certains Cricétidés.

On voit, sur ce graphique les rapports étroits qui existent entre les Rongeurs de Paulhiac et ceux de Küttingen. Bien que les différences soient accentuées par l'échelle que nous avons adoptée, les courbes qui correspondent aux molaires supérieures sont presque confondues. En ce qui concerne les molaires inférieures, on remarque cependant une disparité assez grande portant sur la M_3. Mais la moyenne a été calculée, à Küttingen, à partir d'un échantillon réduit et, dans ce cas, les écarts de la valeur trouvée à la moyenne véritable de la population peuvent être important. Il est d'ailleurs symptomatique de noter que la longueur totale de la rangée dentaire inférieure de l'espèce de Küttingen est plus faible que celle de la rangée dentaire supérieure ; c'est l'inverse dans tous les autres gisements.

Source : MNHN, Paris

Une sous-estimation de la longueur de la M_3 expliquerait cette anomalie. Si cette hypothèse était vérifiée, sur notre graphique les autres M_3 se placeraient à une moindre distance du point 0, ce qui accentuerait les différences, que nous allons noter plus loin, entre les formes d'Aquitaine et celles de l'Allier.

Molaires inférieures.

En Aquitaine, la taille des représentants du genre *Eucricetodon* augmente au cours du temps mais l'allongement de la rangée dentaire porte sur M_2 et surtout sur M_1. M_3 reste à peu près stable pendant tout l'Aquitanien. A partir du niveau de Laugnac, comme si les proportions entre les différentes dents avaient atteint un certain équilibre, l'augmentation affecte les trois molaires. A Coderet et à Saulcet nous assistons également à un accroissement de taille mais qui repose surtout sur l'allongement de M_2 et M_3. Les deux populations de Limagne se distinguent avec netteté de celles du bassin d'Aquitaine.

Molaires supérieures.

Un phénomène analogue se retrouve sur les molaires supérieures. Les Rongeurs d'Aquitaine augmentent leur surface masticatrice par allongement des deux premières molaires et ceux de Limagne par l'accroissement différentiel de la M_3.

D'une façon générale, l'augmentation de taille dans une lignée nécessite l'absorption d'une plus grande quantité de nourriture et, dans le cas présent, entraîne une extension de la surface occlusale des molaires. Les dents des Cricétidés que nous avons examinés ne s'allongent pas de façon symétrique. Certaines molaires croissent plus rapidement que d'autres. Dans deux régions géographiques distinctes, nous voyons se développer deux processus différents répondant à une même nécessité, ce qui indique une séparation entre les populations envisagées. L'isolement des formes de Limagne semble déjà acquis avant le début de l'Aquitanien. En plus de ses proportions différentes, la forme de Coderet, synchrone de celle de Küttingen et plus ancienne que celle de Paulhiac, est déjà nettement plus grande.

En plus des différences qu'elle nous a permis de préciser, l'étude biométrique des Cricétidés a confirmé certains rapprochements que l'examen morphologique nous avait amené à esquisser. Un simple coup d'œil, sur le graphique qui résume nos observations, montre par exemple que la population de Moissac vient s'insérer entre celles de Paulhiac et de Laugnac, tout en restant plus proche de la première. De même, la parenté des espèces de Laugnac et d'Estrepouy est révélée par l'allure identique des profils de dimension des molaires et par leur proximité. Les gradations de taille illustrent parfaitement la position stratigraphique des gisements aquitaniens. Dans le bassin d'Aquitaine, l'analyse statistique d'une population d'*Eucricetodon* apporte des données extrêmement précises sur l'âge relatif du gisement d'où elle a été extraite. En revanche, il apparaît clairement, après l'examen des Cricétidés de Limagne, qu'une extrapolation des résultats obtenus en Aquitaine pour déterminer l'âge d'une station située dans une aire géographique différente pourrait conduire à de graves méprises.

SOUS-FAMILLE DES MELISSIODONTINAE

Genre *MELISSIODON* Schaub 1920

? *Melissiodon* cf. *dominans* Debm 1951.
1968. Melissiodon cf. dominans Debm, Baud. et de B.

Le genre Melissiodon, extrêmement rare dans les gisements aquitaniens, est représenté dans nos collections par un morceau de molaire inférieure trouvé à Laugnac. Un reste aussi parcellaire ne

Source : MNHN, Paris

saurait permettre une détermination précise au niveau de l'espèce. On peut reconnaître toutefois qu'il s'agit de l'extrémité antérieure d'une M_2 ou d'une M_3. Par sa morphologie, ce fragment rappelle *M. dominans* du Burdigalien de Wintershof-West ; par sa taille il pourrait appartenir à une M_3 de cette espèce ou à une M_2 d'une forme plus petite.

FAMILLE DES GLIRIDÉS

La famille des Gliridés est actuellement représentée dans nos régions par quatre genres seulement comprenant chacun une seule espèce. Il s'agit du Loir (*Glis glis*), du Lérot (*Elyomys quercinus*), du Muscardin (*Muscardinus avellanarius*) et du Loir des forêts (*Dryomys nitedula*). Il faut ajouter à cette liste deux formes asiatiques : le Loir du Japon (*Glirulus japonicus*) et le rat-loir (*Myomimus personatus*), ce dernier n'étant connu que par quelques spécimens. En Afrique, la sous-famille des *Graphiurinae*, avec l'unique genre *Graphiurus*, semble se placer sur un rameau latéral dont les liens avec les formes eurasiatiques ne sont pas encore établis avec exactitude.

Le petit nombre des représentants contemporains des Gliridés ne peut donner une idée de l'exubérance des formes fossiles que nous révèle l'étude paléontologique de cette famille. Il subsiste cependant des lacunes importantes dans nos connaissances relatives à ces Rongeurs ; ceci peut paraître étrange alors qu'il s'agit de Mammifères dont l'évolution paraît s'être déroulée en grande partie en Europe. Il faut invoquer ici la petite taille de ces animaux qui permit à leurs restes d'échapper longtemps aux recherches, laissant ainsi dans l'ombre certains chapitres de leur histoire. On peut malgré tout distinguer deux phases différentes dans le développement des Gliridés. La première s'étend de l'Eocène moyen jusqu'au milieu de l'Oligocène ; pendant tout ce laps de temps, la famille n'est représentée dans nos collections qu'à travers un genre unique, *Gliravus*, genre assez peu commun et très primitif à bien des égards. Brusquement, à la fin de l'Oligocène commence une phase d'expansion. Les Gliridés deviennent les Rongeurs dominants dans certains gisements. Nous nous trouvons alors en présence d'un buissonnement de formes dont le degré d'évolution, marqué par la complication de la face triturante des dents jugales, atteint ou même dépasse celui des espèces actuelles. Cependant, le schéma que dessinent les replis d'émail sur la surface occlusale des prémolaires et des molaires se rapporte toujours à un même plan originel. Ce plan existe déjà, à l'état d'ébauche, chez le genre *Gliravus*. De ce fait, il peut être très difficile de séparer deux lignées voisines, lorsque leur différenciation est à peine ébauchée. Nous serons alors obligé de faire appel à des détails de structure, d'aspect souvent insignifiant, pour nous guider parmi les différentes formes. Ajoutons enfin que le nombre relativement faible de variations possibles, sur le thème du dessin initial, rend les phénomènes de convergence à peu près inévitables.

Avant de commencer l'étude des Gliridés de l'Aquitanien de l'Agenais, il nous a semblé utile d'expliquer par la figure 7, la nomenclature assez particulière utilisée pour la description de leurs dents jugales.

Genre *BRANSSATOGLIS* Hugueney 1967.

Ce genre comprend des formes de taille grande ou moyenne, dont les dents présentent une couronne concave avec des crêtes basses, relativement nombreuses, aux arêtes émoussées et séparées par de larges vallées. Le trigone des molaires supérieures est en forme de U.

Branssatoglis concavidens Hugueney 1967.
(fig. 6).

Ce Gliridé, assez rare, se rencontre dans le gisement de Paulhiac. Décrit tout d'abord d'après du matériel provenant de Coderet (Allier), il n'a, à notre connaissance, jamais été signalé en dehors de ces deux gisements.

Source : MNHN, Paris

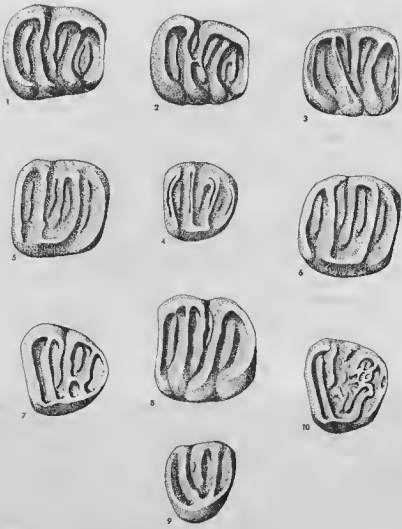


Fig. 6.

Bransatoglis concavidens — Paulhiac :

1. — M_1 d (M.B., Pau. 660).
2. — M_1 d (M.B., Pau. 659).
3. — M_2 d (Ph. 1264).
4. — P^4 d (Ph. 690).
5. — M^{1-2} d (Ph. 1265).
6. — M^{1-2} d (Ph. 688).
7. — M^3 d (Ph. 658).

? *Bransatoglis* sp. — La Chaux-de-Sainte-Croix :

8. — M_2 g. (M.B., L. Ch. 416).
9. — P^4 d. (M.B., L. Ch. 418).
10. — M^3 d. (M.B., L. Ch. 414).

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

DIMENSIONS.

	Longueur/mm	Largeur/mm	n
M_1	1,65 — (1,68) — 1,74	1,47 — (1,56) — 1,65	4
M_2	1,62	1,53	1
P^4	1,23	1,32	1
M^1	1,62	1,68	1
M^2	1,62	1,68	1
M^3	1,31	1,62	1

DESCRIPTION.

Molaires inférieures.

M_1 est une dent plus longue que large, légèrement rétrécie vers l'avant. Les tubercules originels sont apparents, non encore fondus dans les rides d'émail comme chez certaines formes plus évoluées. L'antérolophide est séparé du protoconide par une vallée profonde, alors que le métalophide rejoint le métaconide dès qu'apparaît la première trace d'usure. Le centrolophide est long, il occupe les trois-quarts de la largeur de la couronne. De nombreuses rides accessoires viennent compliquer le dessin occlusal. Dans le trigonide on distingue deux crêtes plus ou moins reliées entre elles par leur extrémité linguale. D'autres viennent se placer, l'une entre le métalophide et le centrolophide, une seconde entre le centrolophide et le mésolophide, toutes deux assez courtes et déportées vers le bord interne, et une dernière plus longue, qui sépare le mésolophide du postérolophide. Sur l'un des spécimens (fig. 2), on peut remarquer en outre, une petite liaison longitudinale entre les parties médianes du centrolophide et du mésolophide.

M_2, plus trapue que la molaire précédente, est légèrement rétrécie dans sa partie distale. Sur l'unique spécimen que nous possédions, le schéma occlusal rappelle beaucoup celui de M_1. On peut y relever cependant quelques différences. Dans le trigonide se tient une seule crête accessoire, assez large. D'autre part la petite crête située entre centrolophide et mésolophide se trouve reliée à l'entoconide ; l'usure de la dent n'est sans doute pas étrangère à ce phénomène.

Mâchoire supérieure.

P^4, globuleuse, arrondie du côté mésial, présente une face distale à peu près plane. Elle possède quatre crêtes principales bien développées. Les branches du trigone sont écartées du côté lingual (trigone en U) et séparées de l'antérolophe comme du postérolophe. On peut dire toutefois qu'il existe une ébauche de liaison linguale avec ce dernier. On remarque, en outre, la présence du centrolophe antérieur, relié au paracone, et de deux petites crêtes accessoires extérieures au trigone.

— M^1 présente un contour sub-trapézoïdal avec des angles très arrondis et une portion mésiale un peu plus étroite que la portion distale. La face linguale de la couronne est parsemée de petites boursouflures irrégulières. Les tubercules externes saillent encore nettement, un peu moins peut être que sur les pièces provenant de Coderet. Sur le bord lingual, les deux branches du trigone s'écartent nette-

Source : MNHN, Paris

ment l'une de l'autre. Tandis que le métalophe est rectiligne et sensiblement normal à l'endolophe, le protolophe montre une nette convexité vers l'avant ; il rejoint obliquement l'endolophe. Ce dernier est séparé de l'antérolophe et du postérolophe, mais, comme sur P^4, il montre une ébauche de liaison avec ce dernier. Sur le bord vestibulaire, si l'antérolophe reste libre, le postérolophe atteint le métacone. Il existe deux centrolophes. L'antérieur, très long, s'unit au paracone ; le postérieur, plus court, ne rejoint pas le métacone. On distingue une crête accessoire entre le paralophe et l'antérolophe et deux autres extérieures au trigone, l'antérieure présentant un étranglement dans sa partie médiane.

— Contrairement à la première molaire, M^2 ne présente aucune constriction de la couronne ; son contour est plus régulier, avec des coins très arrondis. Sur la face occlusale les arêtes d'émail constituent un dessin analogue à celui de M^1. La différence la plus marquante résulte de l'allure moins arquée du paralophe, qui rejoint l'endolophe en formant presque un angle droit. D'autre part la liaison entre postérolophe et métacone est beaucoup plus nette. Sur la face linguale de la couronne on remarque les mêmes boursouflures que sur celle de M^1.

— M^3 est assez différente des deux molaires qui la précèdent. C'est pourtant la seule dent trouvée dans le gisement qui puisse concorder, ne serait-ce que par la taille, avec les molaires décrites ci-dessus. La face antérieure est plane et sa portion distale étirée et arrondie. Les quatre crêtes principales sont reliées à l'endolophe. En outre, sur le bord vestibulaire, antérolophe et postérolophe sont respectivement unis au paracone et au métacone. Il en est de même pour les deux centrolophes ; l'antérieur est long, moins cependant que le postérieur qui arrive au contact de l'endolophe. Il existe une crête accessoire entre postéro-centrolophe et métalophe, ces deux dernières crêtes étant aussi réunies par une ride longitudinale. Notons enfin la grande largeur du dernier synclinal.

Discussion.

Le *Branssatoglis* de Paulhiac nous paraît très proche de l'espèce de Coderet figurée par M. Hugueney (1968 fig. c). Les quelques différences qu'il est possible de relever entre les deux formes, par exemple l'union du postérolophe et du métacone sur les molaires supérieures provenant de Paulhiac, ne semble pas dépasser le domaine des variations individuelles. L'origine de *Branssatoglis* n'est pas encore précisée, mais il paraît vraisemblable qu'elle se trouve auprès du genre *Gliravus*. La présence encore très nette des tubercules originels semble plaider dans ce sens, malgré la complication du dessin occlusal. Les intermédiaires morphologiques entre les deux restent encore à découvrir. Selon M. Hugueney (1968) la lignée de *B. concavidens* se poursuivrait au Burdigalien avec « *Glis* » *spectabilis*, décrit par R. Dehm sur du matériel provenant du gisement de Wintershof-west. Cette forme se distinguerait de celle de Coderet, en ce qui concerne les dents jugales inférieures, par le « nombre plus faible des crêtes accessoires et la tendance à l'individualisation des crêtes principales du côté interne », et en ce qui concerne les supérieures, par une simplification de la P^4 et la présence d'un endolophe continu sur les molaires, Nous ajouterons à ces caractères, la forme de la M^3 trapézoïdale et plus compliquée à Wintershof-West qu'à Paulhiac. Pour accepter la filiation proposée par M. Hugueney, il faut admettre l'existence d'un processus de simplification affectant les molaires inférieures alors que la M^3 irait en se compliquant. La P^4 de son côté subirait une véritable régression en ce qui concerne la taille relative et le dessin occlusal ; bien molarisée, pourvue d'un trigone à branches largement écartées, elle évoluerait vers un dessin plus simple et un trigone en V, caractères qui paraissent plus primitifs. Entre *B. concavidens* de Paulhiac et « *Glis* » *spectabilis*, on n'a jamais jusqu'ici signalé de formes intermédiaires. Cependant le gisement de La Chaux près de Sainte Croix (Suisse) a livré quelques pièces qui rappellent les formes qui nous intéressent. Ce gisement se place dans l'Aquitanien moyen (Hürzeler, 1945), donc dans un niveau intercalé entre ceux de Paulhiac et Wintershof-West. Il s'agit d'abord d'une M_2 de forte taille (1,72 × 1,80) représentée fig. 6. Son dessin occlusal est plus simple que celui de son homologue chez *B. concavidens* par l'absence de crête accessoire entre métalophide et centrolophide ; en revanche, la crête antérieure est plus développée. Il n'est pas interdit de penser que cette pièce constitue un jalon entre les spécimens de l'Agenais et ceux de Bavière. Le problème se complique avec les autres dents, une P^4 (fig. 6) et une M^3 (fig. 6), toutes deux assez

Source : MNHN, Paris

proches des dents du Burdigalien de Bavière. La prémolaire (1,20 × 1,35) possède quatre crêtes principales convergeant vers le protocone, un centrolophe antérieur rattaché au paracone et une petite crête libre qui peut être assimilée au postérocentrolophe. La forme en V du trigone et la présence d'un endolophe continu éloignent cette pièce de la P^4 de Paulhiac pour la rapprocher de celle de « *Glis* » *spectabilis*. La M^3 (1,41 × 1,58), rétrécie dans sa partie postérieure, présente un contour trapézoïdal comme celle figurée par R. Dehm (1950, fig. 123) et une même exubérance des rides d'émail. Il existe toutefois quelques différences ; sur la pièce de La Chaux le postérolophe est libre dans sa portion linguale et le paralophe séparé du protocone. Ces détails paraissent secondaires sur une dent présentant un dessin anarchique.

Sommes-nous en présence, avec les spécimens de La Chaux, d'intermédiaires phylétiques entre *B. concavidens* et « *Glis* » *spectabilis* ? Il est difficile de l'affirmer avec certitude. En effet si la molaire inférieure paraît appuyer l'hypothèse d'une filiation directe entre les deux formes, il semble que l'écart morphologique qui sépare la P^4 et la M^3 de La Chaux de leurs homologues de Paulhiac soit assez important. Or ces deux gisements ne sont pas très éloignés dans le temps et le reste de la faune ne manifeste pas de différences aussi nettes. Il pourrait s'agir d'un cas de microévolution très rapide mais un complément d'information nous paraît nécessaire avant de pouvoir répondre par l'affirmative.

Branssatoglis fugax (Hugueney) 1967.
(fig. 7).

C'est dans l'Oligocène supérieur du gisement de Coderet, dans l'Allier, que ce Rongeur a été décrit pour la première fois sous le nom de « *Pseudodryomys* » *fugax*. Il s'agit d'une espèce de taille moyenne, dont les dents jugales présentent une surface occlusale concave. Peu abondante dans son gisement-type, elle est encore plus rare à Paulhiac ou nous l'avons cependant retrouvée.

Dimensions en mm.

M_1 : 1,26 × 1,23	P^4 : 1,05 × 1,02
M_2 : 1,29 × 1,29	M^{1-2} : 1,23-(1,26)-1,29 × 1,29-(1,33)-1,44 (n = 4)
M_3 : 1,29 × 1,23	M^3 : 1,08 × 1,20

Denture inférieure.

Nous ne possédons, du gisement de Paulhiac, que trois molaires inférieures appartenant vraisemblablement à un même individu.

— M_1 présente un contour sub-rectangulaire ; sa portion proximale est cependant légèrement rétrécie. Sur le bord vestibulaire les tubercules originels se distinguent encore des crêtes d'émail. Celles-ci sont sensiblement normales à l'axe longitudinal de la dent. Une profonde dépression sépare l'antérolophide du protoconide. Le centrolophide, assez long, reste isolé sur notre spécimen ; il semble cependant qu'une légère érosion supplémentaire de l'émail serait suffisante pour réunir cette crête au métaconide. Il existe deux crêtes accessoires dans l'antérosynclinide et le postérosynclinide ; la dernière reliée en son milieu au postérolophide.

— M_2 se distingue de M_1 par une légère contraction de la portion distale. La crête accessoire antérieure est réduite tandis que la postérieure est accompagnée de petits renflements mineurs. Centrolophide et mésolophide sont réunis par une liaison longitudinale.

— M_3 possède également deux crêtes accessoires ; le centrolophide est plus réduit que sur les molaires qui la précèdent. Mais sa caractéristique essentielle réside dans l'aspect étroit et étiré de sa portion postérieure.

Denture supérieure.

— Nous avons attribué à cette espèce une petite dent cordiforme à relief mou et bas qui pourrait représenter la quatrième molaire de lait, D^4. Les tubercules externes y sont encore bien distincts.

Source : MNHN, Paris

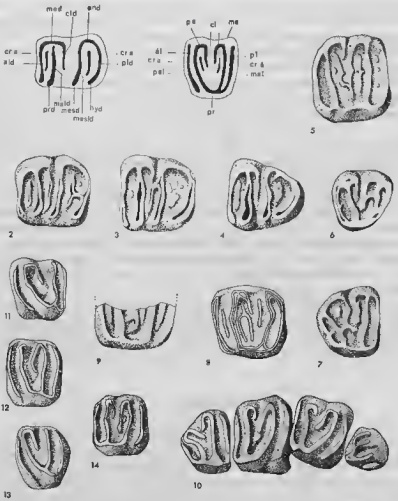


FIG. 7.

1. — Nomenclature utilisée dans la description des molaires de Gliridés : al (d), antérolophe (ide) ; el (d), centrolophe (ide) ; cr. a, crête accessoire ; end, entoconide ; hyd, hypoconide ; me (d), métacone (ide), mel (d) métalophe (ide) ; mesd, mésoconide ; mesld, mésolophide ; pa, paracone ; pal, paralophe ; pl (d), postérolophe, (ide) ; pr (d), protocone (ide).

Branesatoglis fugax — Paulhiac :

2. — M_1 g. (Ph. 692).
3. — M_2 g. (Ph. 687).
4. — M_3 g. (Ph. 686).
5. — M^{1-2} d. (Ph. 689).
6. — P^4 d. (M.B., Pau 12535).
7. — M^3 d. (Ph. 682).

Branesatoglis cf. *fugax* :

8. — M^{1-2} g. Moissac I — (Ls 14).
9. — M^{1-2} d. — fragment. La Chaux de Sainte Croix (M.B., L. Ch. sans n°).

Peridyromys murinus — Paulhiac :

10. — P^4-M^3 d. (Ph. 2).
11. — M^{1-2} g. (Ph. 149).
12. — M^{1-2} g. (Ph. 166).
13. — M^{1-2} g. (Ph. 154).
14. — M^{1-2} d. (Ph. 147).

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

L'antérolophe, court, se relie au protolophe par une petite crête longitudinale. Les deux centrolophes sont présents ; l'antérieur est le plus long. Le postérolophe, uni au métacone dans sa portion vestibulaire, vient buter contre le protocone à son extrémité linguale.

— p^4 est un peu plus forte que la molaire déciduale qui la précède. Les crêtes y sont plus hautes et mieux dessinées. L'antérolophe est relié à la fois au paracone et au protocone ; avec l'usure, toute sa portion interne se fusionne même au paralophe. Il existe deux centrolophes de longueur inégale ; l'antérieur, plus important, est uni au paralophe par une liaison longitudinale. Le postérolophe est soudé par ses deux extrémités au métacone et au protocone.

— Nous n'avons pas pu distinguer entre elles les deux premières molaires supérieures. Ces dents, un peu plus larges que longues, présentent un relief émoussé, sur lequel les tubercules originels se distinguent encore très bien. Les crêtes sont minces, basses et séparées par de larges vallées à fond plat. Il y a un endolophe continu. Les deux branches du trigone, largement écartées, affectent la forme d'un U. Paralophe et métalophe sont sensiblement perpendiculaires à l'endolophe. Les centrolophes atteignent presque le bord palatin et peuvent être fusionnés ensemble à leur extrémité linguale ; lorsqu'il n'y a pas de fusion c'est l'antérieur qui est le plus long. Il existe une crête accessoire bien développée en avant de l'antérocentrolophe et, parfois, une petite boursouflure en arrière du postérocentrolophe. On note également une crête accessoire extra-trigone, parfois fragmentaire, dans le premier synclinal. L'antérolophe est libre du côté vestibulaire tandis que le postérolophe s'unit au métacone, fermant ainsi complètement le dernier synclinal.

— C'est avec quelques doutes que nous attribuons à cette espèce une M^3 de taille relativement réduite. Elle possède un endolophe continu. Les deux lophes, proximal et distal, se relient respectivement au paracone et au métacone ; de ce fait le premier et le dernier synclinal sont fermés. En plus des deux centrolophes il existe une petite crête accessoire en avant du métalophe.

Discussion.

Comparé aux spécimens-types figurés par M. Hugueney, le matériel de Paulhiac présente quelques différences en ce qui concerne la denture supérieure. Le fait le plus marquant est la présence d'un endolophe continu sur les molaires provenant de l'Agenais. On note d'autre part la fusion entre le métacone et l'extrémité externe du postérolophe, ainsi que la disparition de la crête extra-trigone postérieure. On peut donc être amené à penser qu'à Paulhiac nous sommes en présence d'une espèce différente de celle de Coderet. La lignée aurait évolué vers la formation d'un endolophe continu, la fermeture de la dernière vallée et la simplification du dessin occlusal des molaires supérieures. Cependent d'autres spécimens provenant de niveaux plus récents permettent de nuancer cette affirmation. Dans le gisement de Moissac nous avons mis au jour deux molaires supérieures qui se rattachent à l'espèce de Paulhiac (fig. 7). Mais sur l'une d'entre elles le postérolophe est séparé du métacone. D'autre part, dans les collections du Musée de Bâle, nous avons pu examiner un fragment de molaire supérieure (fig. 7), provenant de La Chaux près Sainte Croix qui semble s'insérer dans la même lignée que les pièces précédentes. Or, sur cette dent, plus récente pourtant que celles de Paulhiac, l'endolophe est interrompu entre le protolophe et le protocone, tandis qu'il existe des crêtes extra-trigone. Pour l'instant une séparation d'ordre spécifique entre les spécimens de l'Aquitanien et ceux de Coderet nous semble prématurée. En attendant de nouveaux fossiles permettant d'apprécier les variations au sein de populations plus importantes, il est préférable de conserver l'ensemble de ces formes dans une seule et même espèce.

M. Hugueney, en créant l'espèce « *Pseudodryomys* » *fugax*, précisait que ses affinités devaient être recherchées auprés des *Pseudodryomys* de la péninsule Ibérique décrits par H. de Bruijn (1966) et surtout auprés d'espèces trouvées en France, « *Pseudodryomys* » *brailloni* et « *P* » *Hamadryas*. Par ailleurs l'auteur envisageait l'éventualité d'un nouveau nom de genre pour toutes les formes françaises.

Il nous paraît effectivement peu probable que les spécimens décrits dans ce chapitre, comme ceux venant de Coderet, possèdent des liens étroits avec le genre *Pseudodryomys* tel qu'il a été défini, par H. de Bruijn. Ce dernier présente des molaires supérieures reconnaissables à leur trigone effilé,

Source : MNHN, Paris

ou le protolophe et le métalophe se rejoignent avant d'atteindre le bord vestibulaire, et à la simplicité de leur dessin occlusal. Les molaires inférieures ont un centrolophide très court, atrophié. Les formes françaises, *Peridyromys brailloni* et « *Pseudodryomys* » *hamadryas*, montrent également un trigone plus resserré que celui de *Branssatoglis fugax*. D'autre part, les pièces provenant de Paulhiac et Moissac laissent penser que les tendances évolutives manifestées par cette lignée vont dans le sens d'un élargissement du trigone, de l'apparition d'un endolophe continu et d'une fermeture totale de la vallée postérieure. Tous ces caractères sont en contradiction avec l'aspect morphologique de *P. brailloni* et « *P.* » *hamadryas* chez lesquels les crêtes sont plus hautes, le trigone plus resserré, le postérolophe libre du côté externe...

Nous avons préféré rattacher l'espèce étudiée dans ce chapitre au genre *Branssatoglis*. Il ne s'agit pas là d'une opinion fondée sur des relations phylétiques bien établies ; les ancêtres de *B. concavidens* et *B. fugax* nous sont encore inconnus. On peut penser cependant que le dessin des replis d'émail la faible hauteur et l'aspect émoussé des crêtes, le nombre et la position des crêtes accessoires, qui, se retrouvent partiellement sur les deux formes, indiquent une parenté probable et justifient ce groupement dans le genre *Branssatoglis*.

En dehors des gisements aquitains et de celui de Coderet, *B. fugax* n'a jamais été signalé. Cependant T. Vollmayr figure sous le nom de *Peridyromys* sp. (1966, pl. 7, fig. 16, pl. 8, 6g. 9-12, pl. 9, fig. 2) des dents qui pourraient être attribuées à cette espèce. Ces spécimens proviennent de la molasse d'eau douce de l'Allemagne méridionale. L'auteur les situe dans des niveaux géologiques qui s'échelonnent du « Chattien » inférieur au « Chattien » supérieur. Bien que cet étage, reconnu en Allemagne, n'ait jamais été défini de façon précise dans les bassins sédimentaires français, on peut le considérer comme équivalent du Stampien supérieur ou de l'Aquitanien inférieur, voire même des deux. En tout état de cause, les fossiles allemands les plus récents seraient soit plus anciens que ceux de Paulhiac soit d'un âge identique.

Genre *PERIDYROMYS* Stehlin et Schaub 1951.

Peridyromys murinus (Pomel) 1853.

(Fig. 7 et 8)

C'est le Gliridé le plus abondant dans l'Aquitanien inférieur de Paulhiac, c'est aussi le plus primitif. Connu déjà dans le Stampien supérieur (La Colombière, Coderet, Saint-Victor la Coste.), ses dents jugales rappellent celles du genre *Gliravus* par la concavité de leur face occlusale, leurs cuspides encore apparentes et la simplicité de leurs replis d'émail. Il n'est pas du tout certain que cette forme soit celle qu'envisageait Pomel (1853, p. 24) lorsqu'il définissait l'espèce « *Myoxus* » *murinus* : « espèce plus petite d'un tiers que le *Moyxus nitella*, le crâne est plat et large au frontal. Les molaires ont une forme de couronne plus compliquée que celle du Lérot auxquelles elles ressemblent le plus... ».

En effet, le degré de complication entre *P. murinus* et *Elyomys quercinus* (Le Lérot) diffère assez peu et le crâne n'a joué aucun rôle dans la diagnose du genre *Peridyromys*. Une telle incertitude est fréquente lorsqu'il s'agit d'espèces crées par le grand naturaliste auvergnat. Sa collection, disparue en grande partie, et son « Catalogue méthodique... », écrit sans figuration, ne permettent pas toujours de reconnaître les spécimens étudiés par l'auteur.

Filhol, dans son ouvrage sur les fossiles de Saint-Gérand le Puy, figurait (1879, pl. 2, fig. 1-24) sous le nom de *Myoxus murinus* des spécimens de la collection Pomel et d'autres de la collection Milne Edwards ; les premiers semblent avoir disparu, mais nous avons pu retrouver les seconds dans les collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris. Ils correspondent à deux formes différentes. Les pièces figurées sous ce nom par J. Viret (1929, fig. 7, pl. 1, fig. 9-11) seraient également hétérogènes selon M. Hugueney (1968) et d'origine exacte inconnue. En 1951 Stehlin et Schaub créaient le genre *Peridyromys*, pour l'unique espèce *murinus*, à partir d'un matériel provenant de plusieurs gisements dont aucun ne correspondait à la station-type de Pomel, celle de Langy, aujourd'hui perdue. En colla-

Source : MNHN, Paris

boration avec S. Baudelot (1966) nous avons essayé de trancher cette question en désignant, comme néotype de l'espèce *P. murinus*, la mandibule, provenant de Montaigu-le-Blin, figurée par Stehlin et Schaub (1951, fig. 515). Pour cette espèce nous proposions une diagnose proche de celle donnée par Stehlin et Schaub pour le genre *Peridyromys*. T. Vollmayr, quelques mois plus tard, proposait de choisir un néotype parmi les pièces figurées par J. Viret. Ensuite M. Hugueney (1968), reprenant l'étude de *P. murinus* à propos d'un échantillon mis au jour à Saint-Victor la Coste (Gard), remettait en question le « type » de cette espèce. L'auteur préfère semble-t-il faire référence à une autre pièce figurée par H. de Bruijn, dans un travail non publié. Ceci nous semble être parfaitement en contradiction avec le code international de nomenclature zoologique.

Le problème qui se propose actuellement à nous consiste à décider si notre néotype est valable ou s'il est préférable de revenir aux pièces figurées par Filhol. Parmi celles-ci nous avons retrouvé la mandibule (1879, pl. 2, fig. 3-4-7-8) et le crâne (1879, pl. 2, fig. 17-18-20-21). Malheureusement, comme nous le signalions plus haut, ces deux spécimens appartiennent à la collection Milne-Edwards et non à la collection Pomel. Notons cependant que les crânes de petits Mammifères sont très rares dans le hassin de Saint-Gérand-le-Puy. Il n'est donc pas impossible que celui du Muséum de Paris soit la pièce même envisagée par Pomel, « ... le crâne est large et plat au frontal... ». Mais l'unique dent que porte cette pièce ne correspond pas du tout à l'image que tous les chercheurs se font de *P. murinus* depuis l'ouvrage de Stehlin et Schaub. En revanche, la mandibule, avec une deuxième molaire très usée, semble conforme à l'idée que chacun se fait aujourd'hui de cette espèce. Nous pensons qu'il est préférable, dans un but de simplification, de ne plus tenir compte des spécimens utilisés par Filhol. Le néotype de l'espèce *P. murinus* doit être choisi parmi les échantillons figurés par Stehlin et Schaub. Dans ce cas les règles de priorité imposent la mandibule que nous avions désignée (Baud. et de B., 1966). Cette pièce paraît correspondre parfaitement à la forme que nous avons mise au jour dans le gisement de Paulhiac. Cependant, des renseignements concernant la totalité de l'échantillon de Montaigu-le-Blin conservé au Musée de Bâle nous sont fournis par M. Hugueney (1968). Nous verrons qu'il est possible de relever des différences entre les deux populations et d'envisager la forme de l'Agenais comme une variété géographique distincte.

MENSURATIONS.

	Longueur			Largeur	
	m	s^2	n	m	s^2
P_4	61		9	61	
M_{1-2}	97	37	26	97	92
M_3	87		19	88	
P^4	67		11	85	
M^{1-2}	95	27	28	109	87
M^3	78		16	102	

Mâchoire supérieure.

— P^4, sub-triangulaire, possède deux crêtes principales en V flanquées de deux bourrelets cingulaires. L'antérieur reste libre tandis que le postérieur peut être relié au métalophe ou au protocone.

Source : MNHN, Paris

— Les deux premières molaires présentent un même dessin occlusal. M^1 se distingue parfois de M^2 par l'effacement de l'angle antéro-interne qui lui donne un contour sub-trapézoïdal au lieu de sub-rectangulaire. Le métalophe est à peu près normal au bord interne tandis que le protolophe est plus ou moins incliné. L'antérolophe est libre et le postérolophe est souvent relié au protocone. Il peut y avoir un ou deux centrolophes ; dans le premier cas c'est, sauf exception, le postérocentrolophe qui fait défaut, dans le second c'est l'antérieur qui est le plus long.

— M^3 se distingue par sa forme trapézoïdale, la portion distale de la dent étant fortement rétrécie. Les crêtes d'émail se disposent selon le même plan que sur les deux autres molaires. Cependant, le centrolophe postérieur y est généralement plus long que l'antérieur, celui-ci pouvant même manquer. Sur le bord lingual, l'antérolophe peut être relié au protocone, il y a alors un endolophe continu.

Mâchoire inférieure.

— P_4, très courte, a un contour sensiblement triangulaire. La morphologie de sa face occlusale est assez variable mais elle présente toujours des tubercules encore nets. Le cingulum antérieur ne fait jamais défaut mais le métalophide peut manquer ou être à peine marqué. Mésolophide et postérolophide sont souvent à peine ébaubés et il n'y a pas de centrolophide.

— M_1 est rétrécie dans sa partie antérieure. L'antérolophide peut ou non être uni au protocone. Le métalophide n'arrive généralement pas jusqu'au métaconide. Le centrolophide, court, ne dépasse pas normalement le milieu de la couronne. Mésolophide et postérolophide se rejoignent le plus souvent au niveau de l'entoconide et restent libres sur le bord vestibulaire ; ils peuvent aussi être entièrement séparés ou réunis des deux côtés.

— M_2 ressemble beaucoup à M_1, mais elle est plus large au niveau du trigonide qu'au niveau du talonide.

— M_3 est rétrécie et arrondie distalement. On y retrouve les mêmes crêtes que sur les autres molaires mais le centrolophide y est encore plus court.

Dans quelques cas, sur chacune des molaires, on peut noter la présence d'une crête accessoire postérieure.

Discussion.

Si l'on compare *P. murinus* aux diverses espèces du genre *Gliravus*, on s'aperçoit que les différences sont relativement faibles du point de vue structural. L'opposition essentielle réside dans le fait que chez *P. murinus* le dessin occlusal s'imprime avec davantage de netteté, que les crêtes intermédiaires (centrolophes et centrolophide) sont mieux développées et que le postérolophe se soude souvent au protocone. On peut envisager sans difficultés des liens étroits entre les deux genres. Le passage d'une forme à l'autre aurait pu s'effectuer pendant le Stampien moyen. En effet *P. murinus* est déjà signalé dans les gisements de Coderet, La Colombière et Saint-Victor la Coste tous datés du Stampien supérieur.

D'autre part nous verrons plus loin que *P. murinus* peut, avec quelques raisons, être considéré comme l'ancêtre probable de quelques espèces plus récentes.

On peut enfin comparer *P. murinus* de Paulhiac avec les représentants de l'espèce décrits en Limagne par M. Hugueney. A partir des caractères mis en évidence par l'auteur on est amené à penser que la population totale de *P. murinus* peut être scindée en au moins deux groupes distincts correspondant peut être à des variétés géographiques. Cette notion sera développée plus longuement lors de l'étude des *Peridyromys* de l'Aquitanien de Laugnac.

Peridyromys occitanus Baud. et de B., 1966.
(Fig. 8).

1967 *Peridyromys murinus* (Pomel), Hugueney.
1968 *Peridyromys occitanus* Baud. et de B., Baud. et de B.
1969 *Peridyromys murinus occitanus* Baud. et de B., Hugueney.

Source : MNHN, Paris

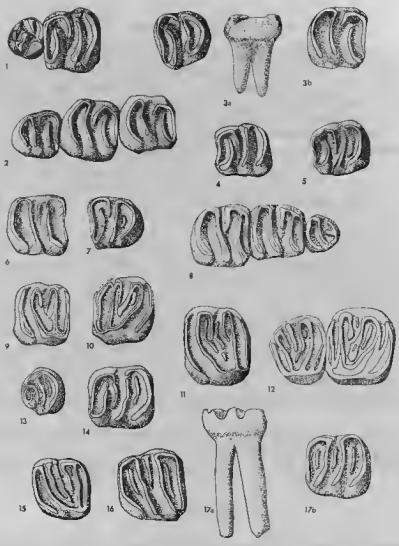


FIG. 8.

Peridyromys murinus — Paulhiac :

1. — P_4-M_2 g. (**Ph. 1**).
2. — M_1-M_2 d. (Ph. 118).
3. — M_2 d. (**Ph.** 685), a : vue mésiale ; b : vue occlusale.
4. — M_1 g. (**Ph.** 120).
5. — M_1 g. (**Ph.** 259).
6. — M_2 d. (Ph. 237).
7. — M_2 g. (Ph. 145).

Peridyromys occitanus — Laugnac :

8. — P_4-M_2 d. Holotype (Lg. 14).
9. — M^{1-2} d. (Lg. 198).
10. — M^{1-2} g. (Lg. 199).

Peridyromys brailloni — Laugnac :

11. — M^{1-2} (g. Lg. 32).
12. — M^{2-3} d. (M.B., CG 741).
13. — P_4 g. (Lg. 60).
14. — M_1 g. (Lg. 33).

Glirudinus :

15. — *Glirudinus modestus* M^{1-2} g., Laugnac (M.B., Cg 834).
16. — « *Glirudinus* » *glirulus*, M_2 d., Moissac I (Ls. 2).
17. — « *Glirudinus* » *glirulus*, M_1 g., Paulhiac (Ph. 679), a : vue vestibulaire ; b : vue occlusale.

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

Cette espèce a été définie à partir de matériel provenant de l'Aquitanien supérieur de Laugnac. Elle succède, en Aquitaine, à *P. murinus* et présente quelques caractères que l'on peut considérer comme plus évolués. Ainsi, sur les molaires supérieures, la présence des deux centrolophes est à peu près constante et sur les inférieures, le contact métalophide-métaconide est devenu le cas général. Remarquons en outre que les tubercules originels sont moins apparents dans l'ensemble, que chez *P. murinus*.

MENSURATIONS.

	Longueur			Largeur	
	m	s^2	n	m	s^2
P^4	67		5	74	
M^{1-2}	93	23	28	104	34
M^3	75		6	82	
P_4	71		4	64	
M_{1-2}	98	32	26	90	77
M_3	86		4	83	

Mâchoire supérieure.

— P^4 présente un contour triangulaire. Le schéma occlusal est particulièrement simple ; il comprend un trigone, renfermant ou non un centrolophe, encadré par un antérolophe souvent réduit et un postérolophe dont l'extrémité linguale rejoint souvent le protocone.

— M^1 et M^2, sub-rectangulaires, diffèrent peu de leurs homologues chez *P. murinus*. Les deux centrolophes, normalement développés, présentent une tendance à se fusionner entre eux à leur extrémité linguale et à rejoindre le métalophe. L'antérolophe est libre et le postérolophe normalement relié au protocone.

— M^3, dont la portion distale est rétrécie, présente un contour trapézoïdal. Les quatre crêtes principales se rejoignent en général au niveau du protocone. Dans quelques cas, l'antérolophe s'unit au paracone, mais il peut aussi rester libre à ses deux extrémités. Lorsque les deux centrolophes existent, le postérieur est prépondérant ; il peut être seul conservé et présenter une tendance à rejoindre la métalophe.

Mâchoire inférieure.

— P_4 ne semble pas différer de façon marquante de celle de *P. murinus*. Comme chez ce dernier on retrouve un mésolophide et un postérolophide normalement développés, alors que la partie mésiale de la dent est sujette à de nombreuses variations, dans lesquelles on a souvent du mal à distinguer des crêtes homologues de celles des molaires.

— M_1 est légèrement rétrécie dans sa portion antérieure, elle se distingue ainsi de M_2 dont le contour est à peu près rectangulaire. Sur toutes les deux existe un même schéma occlusal. Contrairement à ce qui se passe chez *P. murinus*, le métalophide rejoint, en règle générale, le métaconide. Le

Source : MNHN, Paris

centrolophide, bien développé, atteint ou dépasse le milieu de la couronne. Dans le talonide, le contact postérolophide-entoconide constitue le cas général.

— M_3 diffère des deux molaires qui la précèdent par sa portion distale plus étroite et plus courte. Le centrolophide y est également plus court.

Sur toutes les molaires, supérieures ou inférieures, la présence d'une crête accessoire constitue un phénomène exceptionnel.

Discussion.

Devant les différences, à première vue mineures, que nous avons pu relever entre les deux espèces *P. murinus* et *P. occitanus*, on peut être amené à se demander si une séparation d'ordre spécifique entre elles s'impose vraiment. Rappelons que la distinction repose essentiellement sur la fréquence d'apparition d'une liaison entre le métalophide et le métaconide des molaires inférieures ainsi que sur la présence plus ou moins constante de deux centrolophes sur les supérieures. La valeur de ces critères peut sembler insuffisante dans la mesure ou aucun des deux n'a de valeur absolue. Ainsi M. Hugueney (1968) déclare ne pas très bien voir où se situe la séparation entre les deux formes et semble mettre en doute la valeur des critères proposés. Un obstacle important à la séparation des deux groupes nous paraît être la présence simultanée dans les deux gisements de Paulhiac et Laugnac de spécimens pratiquement identiques. Mais nous croyons qu'en Paléontologie la distinction établie entre deux populations successives doit tenir compte des caractères de l'ensemble des deux échantillons et non seulement de ceux d'un spécimen unique choisi de façon arbitraire comme « holotype » d'une espèce donnée. Dans le cas présent il est possible d'analyser de façon statistique la distribution des deux caractères sur lesquels repose la distinction, jonction métaconide-métalophide et présence d'un ou deux centrolophes, à partir du matériel mis au jour dans les gisements de Paulhiac et Laugnac. Ajoutons que les dimensions moyennes des deux groupes ne permettent pas de les séparer avec netteté, quoique les molaires de *P. murinus* de Paulhiac soient un peu plus larges.

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE

1° — Présence ou absence de deux centrolophes.

Le moyen stratistique utilisé est le test du χ^2, (chi carré), en tenant compte de la correction de Yates.

	Paulhiac	Laugnac	Totaux
2 centrolophes	87	25	112
1 centrolophe	46	1	47
Totaux	133	26	159

Dans ce cas χ^2 corrigé est obtenu directement par la formule :

$$\chi^2 = \frac{[887 - (25 \times 46) - 159/2]^2\ 159}{(87 + 25)\ (46 + 1)\ (87 + 46)\ (25 + 1)} = 8{,}38$$

Source : MNHN, Paris

Le résultat doit être considéré comme hautement significatif, le seuil de signification du χ^2 à .01 pour un degré de liberté (6,64) étant largement dépassé. On peut en conclure que la différence entre les populations de Paulhiac et Laugnac, en ce qui concerne la présence ou l'absence de deux centrolophes, ne peut être due au hasard.

2° Contact métalophide-métaconide.

	Paulhiac	Laugnac	Totaux
Contact	48	26	74
Pas de contact	170	2	172
Totaux.	218	28	246

$$\chi^2 = \frac{[(2 \times 48) - (26 \times 170) - 246/2]^2 \, 246}{(48 + 26)\,(170 + 2)\,(48 + 170)\,(26 + 2)} = 55{,}62$$

Le seuil de signification à .01 est ici très largement dépassé. On peut donc affirmer que les différences relevées dans la distribution de la liaison métalophide-métaconide ne sauraient être attribuées à un basard d'échantillonage. Elles correspondent à une distinction extrêmement nette entre les deux populations.

Nous voyons donc que, pour les caractères envisagés, l'écart entre les formes de Laugnac et celles de Paulhiac est très important. Dans les deux cas le test du χ^2 dépasse les limites de signification. à .01. Il est donc permis de conclure à la non identité des deux populations. Doit-on pour cela les considérer comme appartenant à deux espèces distinctes ou à d'autres taxons de rang inférieur ? Une fois de plus nous nous trouvons devant le problème de l'espèce en Paléontologie. Nous pensons que dans le cas présent, les populations étant faciles à séparer sur des critères statistiques simples, une coupure d'ordre spécifique peut très bien se justifier.

Comparaisons avec d'autres gisements français.

Une récente note de M. Hugueney (1968) sur les Gliridés de Saint-Victor la Coste (Gard) va nous permettre d'étendre nos comparaisons à d'autres gisements ayant fournis des *Peridyromys* proches de l'espèce *murinus*.

Les critères que nous allons utiliser sont ceux qui nous ont servis déjà à séparer *P. murinus* de Paulhiac et *P. occitanus* de Laugnac. Nous y ajouterons la présence ou l'absence d'une crête accessoire dans le postérosynclinide des molaires inférieures et dans le trigone des molaires supérieures. Les gisements intéressés se regroupent dans trois régions différentes, la Limagne, l'Aquitaine et le Languedoc. Ils s'étagent à travers le temps du Stampien supérieur à l'Aquitanien terminal. Pour le bassin d'Aquitaine, il s'agit des gisements de Paulhiac (Aquitanien inférieur) et Laugnac (Aquitanien supérieur), pour la Limagne de Coderet (Stampien terminal) et Montaigu-le-Blin (Aquitanien moyen) et enfin pour la région languedocienne de Saint-Victor la Coste (Stampien supérieur) et Bouzigues (Aquitanien terminal).

Les données concernant les caractères précités sont résumés en pourcentage dans le tableau suivant, établi en respectant l'ordre chronologique.

Source : MNHN, Paris

	St-Victor	Coderet	Paulhiac	Montaigu	Laugnac	Bousigues
Présence de deux centrolophes.	100	pas constante	65	100	96	100
Crête accessoire des M. supérieures. ...	41	22	5	3	3	0
Jonction métalophide métaconide.....	75	45	22	50	92	72
Crête accessoire des M. inférieures.	75	50	11	25	10	9

En considérant ces divers résultats, on ne peut manquer d'être frappé par l'anarchie qui semble régner dans la distribution temporelle des caractères choisis. Si l'on excepte la présence d'une crête accessoire sur les molaires supérieures, qui devient de plus en plus rare au fur et à mesure que l'on s'élève dans la série stratigraphique, on n'observe aucune continuité. Ainsi les deux centrolophes sont toujours présents à Saint-Victor alors qu'il n'y en a souvent qu'un seul à Coderet et à Paulhiac et que les deux réapparaissent dans les niveaux plus récents. La jonction métalophide-métaconide se rencontre d'abord dans de fortes proportions ; par la suite elle devient plus rare et enfin plus abondante. Il en est de même de la crête accessoire des molaires inférieures dont la présence semble fort irrégulière. Il semblerait, en conclusion, qu'il n'existe aucune évolution cohérente des *Peridyromys* de petite taille pendant la fin du Stampien et l'Aquitanien.

Il y a pourtant une autre façon d'envisager les faits. Si l'on tient compte de l'emplacement géographique de ces divers gisements, il est possible, nous l'avons vu, de les séparer en trois groupes. Dans chacun de ces groupes nous pouvons distinguer certains traits communs en ce qui concerne les modifications évolutives. Dans les trois cas nous voyons se manifester les tendances suivantes :

— diminution du nombre des crêtes accessoires

— présence de plus en plus fréquente de deux centrolophes

— présence de plus en plus fréquente du contact métalophide-métaconide. La différence essentielle entre les trois groupes réside dans le rythme évolutif. Certains réalisent plus tôt que d'autres la structure la plus progressive relativement à l'un ou l'autre des caractères. Dans ce cas le caractère se maintient ensuite sans grand changement. Lorsqu'il y a des modifications, celles-ci s'effectuent toujours dans le même sens dans chacun des groupes.

	Présence de deux centrolophes	crête accessoire des molaires supérieures	crête accessoire des molaires inférieures	jonction métaconide-métalophide
St-Victor Bouzigues.	100-100	41-0	75-9	75-72
Paulhiac Laugnac..	65-96	5-3	11-10	22-92
Coderet Montaigu..	pas constante-100	22-3	50-25	45-50

Reprenons maintenant l'examen de chacun de ces caractères.

— Les deux centrolophes sont présents dès le Stampien supérieur dans la région méditerranéenne. Il n'y a par suite aucune modification au cours du temps. En Limagne, ce type structural

Source : MNHN, Paris

se trouve réalisé à l'Aquitanien moyen et ce n'est qu'à la fin de cet étage qu'on le rencontre chez les formes de l'Agenais.

— En ce qui concerne les crêtes accessoires, le bassin d'Aquitaine semble marquer une certaine avance. Le taux de 3 % sur les molaires supérieures et de 10 % sur les inférieures sont atteints à l'Aquitanien inférieur. Sur les bords de la Méditerranée, il faut attendre pour cela l'Aquitanien supérieur, tandis que dans l'Aquitanien moyen de la Limagne, le taux est identique à celui de Laugnac pour les molaires supérieures mais encore assez élevé pour les inférieures.

— La jonction métalophide-métaconide est déjà réalisé sur la majeure partie des molaires inférieures de Saint-Victor. Un taux équivalent ne se rencontrera que beaucoup plus tard dans les formes de l'Agenais et il n'est pas encore réalisé dans l'Aquitanien moyen de la Limagne.

Conclusion.

Ce regard d'ensemble sur les petits *Peridyromys* du Stampien et de l'Aquitanien semble indiquer qu'ils ne forment pas une unité homogène. Dans chacune des trois régions considérées nous avons pu définir une population plus ou moins indépendante des deux autres. Tout se passe comme si nous avions affaire à des sous-espèces géographiques distinctes réparties autour d'un obstacle naturel, en l'occurence le Massif Central. De tels exemples ne sont pas rares dans la nature actuelle. Ainsi J. Delacour et C. Vaurie (1950) ont montré que la répartition de la Mésange Charbonnière autour du Plateau central asiatique permettait de distinguer trois sous-espèces distinctes, allopatriques, mais susceptibles de se croiser dans des conditions normales dans les zones où elles se trouvent en contact. T. Dobzhansky et F. Boesiger (1968) citent d'autres exemples de ce phénomène ; en particulier le cas de *Drosophila paulistorum* en Amérique centrale et en Amérique du Sud, ainsi que celui d'une abeille solitaire, *Hoplites producta*, autour du désert du Nevada. Or, selon T. Dobzhansky et E. Boesiger, de telles séparations géographiques seraient susceptibles de préluder à des distinctions d'ordre spécifique, par la transformation des races et des sous-espèces géographiques en espèces « naissantes » d'abord, puis en espèces véritables entre lesquelles ne subsisterait aucune possibilité d'hybridation.

Assisterions-nous, chez ces Gliridés du Stampien et de l'Aquitanien, à un phénomène de spéciation induit par la séparation géographique entre les groupes envisagés ? Les différences morphologiques que nous avons constatées pourraient nous le faire penser. Mais les données diachroniques viennent quelque peu compliquer le problème. Nous avons pu en effet remarquer que dans chacune des « sous-espèces » supposées les processus évolutifs semblaient se dérouler de façon identique sinon harmonique. Il nous a seulement été possible de déceler des différences dans le rythme des modifications successives. Dans les deux cas où nous connaissons la forme de l'Aquitanien supérieur, c'est-à-dire dans les gisements de Laugnac et Bouzigues, nous sommes en présence d'un type morphologique sensiblement identique. La distinction essentielle entre les deux réside dans la différence du taux de la liaison métalophide-métaconide sur les molaires inférieures. L'écart enregistré peut-il être considéré comme suffisant pour les séparer ? Le teste statistique du χ^2 va nous permettre de répondre.

	Laugnac	Bouzigues	Totaux
Contact	26	32	58
Pas de contact	2	12	14
Totaux	28	44	72

$$\chi^2 = \frac{[(26 \times 12) - (2 \times 32) - 72/2]^2\ 72}{(26 + 32)\ (2 + 12)\ (26 + 2)\ (32 + 12)} = 3{,}23$$

Source : MNHN, Paris

La valeur obtenue pour le χ^2 est inférieure à celle du seuil de signification à .05, on doit donc en déduire que les différences relevées entre les deux échantillons ne sont pas significatives et que l'hypothèse d'une population commune ne peut être rejetée.

On ne connait pas, en Limagne, de *Peridyromys* de petite taille dans l'Aquitanien supérieur. Cependant, les tendances évolutives qui s'expriment entre les deux gisements de Coderet et Montaigu le-Blin rendent vraisemblables la présence d'un type morphologique assez voisin de celui que nous avons vu dans les deux autres régions.

Plusieurs explications peuvent être avancées pour essayer d'interpréter ce phénomène.

— L'isolement géographique entre les trois populations de Rongeurs a pu déterminer une séparation au niveau racial, tout d'abord, puis peut-être spécifique. La similitude entre les diverses modalités évolutives s'expliquent alors par la communauté du « stock » génétique, les niches écologiques voisines sinon identiques, la limitation des variations possibles sur le schéma occlusal des dents jugales. La similitude morphologique des types obtenus au niveau de l'Aquitanien supérieur n'est pas un obstacle pour une coupure d'ordre spécifique. fl existe actuellement des espèces animales que la seule observation morphologique ne permet pas de distinguer. C'est le cas par exemple pour *Drosophila pseudoobscura* et *D. persimilis*. Malheureusement la plupart des critères utilisés en biologie pour préciser une diagnose font défaut en Paléontologie. Ainsi il nous est impossible de mesurer le degré d'interfécondité ou d'étudier le comportement des échantillons étudiés. De ce fait, il nous est impossible de séparer deux formes identiques d'un point de vue morphologique. On peut penser aussi que malgré leur séparation éventuelle et la vitesse différente de leur évolution, ces populations convergent vers un type commun ne constituant qu'une seule espèce, même au sens biologique du terme.

— L'isolement de ces trois groupes de Rongeurs ne peut en fait être démontré de façon péremptoire. L'aspect discontinu de leur répartition réside certainement en partie dans l'absence accidentelle de tout document paléontologique dans les zones intermédiaires. Il se pourrait que ces trois populations constituent des chaînons dans une distribution parfaitement continue. La topographie du Massif Central à la fin de l'Oligocène et les climats qui régnaient à sa surface sont encore assez mal connus et son rôle même de barrière peut être mis en doute. Les *Peridyromys* se seraient alors répartis en races sans que les liens d'ensemble du groupe soient coupés. Malgré les variations morphologiques relevées, la population serait restée homogène du point de vue génétique, les échanges restant possibles soit à tout moment soit de façon sporadique. Il n'y aurait eu aucune cladogenèse mais une modification d'ensemble de la population, nonobstant quelques différences locales. Un processus d'ordre anagénétique aurait alors abouti, au niveau de l'Aquitanien supérieur, à une forme unique, *P. occitanus*, plus homogène dans sa morphologie.

Il nous paraît impossible de trancher entre les deux hypothèses envisagées. Il est possible en outre que d'autres explications puissent être proposées. Dans l'état actuel des connaissances, nous penchons pour l'adoption d'une espèce unique dans l'Aquitanien supérieur. Cette solution présente l'avantage d'une certaine simplicité taxonomique. Si la première proposition devait être retenue, le nomenclature devrait se surcharger de termes indiquant les trois formes géographiques et dans chacune d'elles les différents grades diachroniques.

Cet exemple nous semble illustrer les difficultés que peut rencontrer la Paléontologie des Vertébrés au niveau de la Génétique des populations. Les propositions démontrées sur des échantillons actuels ne peuvent s'appliquer qu'avec beaucoup de prudence à l'étude des êtres vivants disparus.

Peridyromys brailloni (Thaler) 1966.
(Fig. 8).

1966 *Peridyromys brailloni* (Thaler), Baud. et de B.
1968 *Peridyromys brailloni* (Thaler), Baud. et de B.

C'est un Glíridé de taille moyenne à grande, décrit pour la première fois dans le gisement de Bouzigues (Hérault) sous le nom de « *Dyromys* » *brailloni*. Ce gisement est extrêmement voisin dans

Source : MNHN, Paris

le temps de celui de Laugnac dans lequel nous avons retrouvé cette espèce. Elle se distingue des autres *Peridyromys* par une taille plus forte, la présence à peu près constante de crêtes accessoires et la forme en U du trigone sur de nombreux spécimens. Le caractère invoqué dans la diagnose originale « forme presque carrée de la M^3 supérieure », semble assez fluctuant à travers la population.

Mensurations.

	Longueur			Largeur	
	m	s^2	n	m	s^2
P^4	80		9	96	
M^{1-2}	119	19	23	129	70
M^3	90		8	110	
P_4	92		7	81	
M_{1-2}	120		23	108	
M_3	107		14	101	

Description.

— P^4, de forme sub-triangulaire, diffère de celle des *Peridyromys* de petite taille par ses dimensions supérieures et la présence plus fréquente d'un centrolophe.

— M^{1-2}, suh-rectangulaire, possède un antérolophe libre tandis que le postérolophe est généralement relié au protocone. Les deux branches du trigone présentent une nette tendance à s'écarter pour adopter un profil en U ; cette tendance semble mieux marquée sur M^2 que sur M^1 sans toutefois que l'on puisse généraliser. Lorsque les deux centrolophes ne sont pas réunis entre eux à leur extrémité linguale, c'est l'antérieur qui est le plus long. On note de façon presque constante une crête accessoire entre le postérocentrolophe et le métalophe ; elle est parfois accompagnée d'une petite crête surnuméraire en arrière de l'antérolophe ou hien entre les deux centrolophes. On ne remarque jamais de crêtes extratrigones.

— M^3, dont la partie distale est rétrécie, présente un contour trapézoïdal. Ce rétrécissement est plus ou moins marqué selon les spécimens. Les quatre crêtes principales rejoignent un endolophe continu. L'antérolophe et le postérolophe conservent leur extrémité vestibulaire libre. A l'intérieur du trigone, les centrolophes peuvent être accompagnés d'une ou deux crêtes accessoires. Le postérocentrolophe est généralement plus long que l'antérieur.

— P_4 est une dent plus ou moins arrondie, effilée dans sa portion mésiale. Le dessin formé par les crêtes d'émail varie beaucoup. Mésolophide et postérolophide sont presque toujours séparés par une crête accessoire. Le trigonide est assez fluctuant, quelquefois il comprend un antérolophide, un métalophide puis un centrolophide hien développés, d'autre fois l'homologie des crêtes que l'on aperçoit est difficile à établir.

— M_1 diffère souvent de M_2 par la contraction légère de sa partie antérieure, mais le dessin d'ensemhle est identique sur ces deux molaires. L'antérolophide peut atteindre ou non le protoconide.

Source : MNHN, Paris

Le métalophide, souvent libre à son extrémité linguale, peut aussi rejoindre le métaconide. Le centrolophide dépasse le milieu de la couronne. Dans le cas le plus général, il existe deux crêtes accessoires, l'une dans l'antérosynclinide et l'autre dans le postérosynclinide. L'antérieure, souvent plus petite, peut être rejetée vers le bord palatin ou quelquefois faire défaut. Ces deux crêtes sont dans certains cas accompagnées d'une autre petite crête surnuméraire entre métalophide et centrolophide, entre centrolophide et mésolophide ou en avant du postérolophide.

— M^3 reproduit le dessin des molaires qui la précèdent. Elle s'en distingue par un centrolophide plus court et une portion distale plus étroite et arrondie.

Discussion.

Dans le gisement de Bouzigues, localité-type de *P. brailloni*, L. Thaler a décrit un autre Gliridé, proche du précédent, sous le nom de *P. prosper*. Il en donnait la diagnose suivante : « *Peridyromys* contemporain de *P. murinus* mais de plus forte taille ». Il justifiait d'autre part l'attribution de cette forme au genre *Peridyromys* : « J'ai provisoirement attribué au genre *Peridyromys* cette espèce car elle ressemble davantage à *P. murinus* qu'à un autre Gliridé de Bouzigues attribué au genre « *Dryomys* » (en l'occurence « *Dryomys* » *brailloni*) selon la définition conventionnelle et empirique de ce genre adoptée par les paléontologistes ». Il ajoutait que les deux formes *P. prosper* et *P. brailloni* présentaient approximativement les mêmes dimensions et possédaient deux crêtes accessoires sur chaque molaire inférieure. Sachant que, comme nous l'avons vu plus haut, l'allure presque carrée de la M^3 ne peut suffire à distinguer les deux espèces on peut être amené à se demander quelle est la validité de l'espèce *P. prosper*. Les spécimens-holotypes de chacune d'elles se distinguent par leur dimensions ; *P. brailloni* est plus grand que *P. prosper*. S'agit-il de deux individus situés, du point de vue des dimensions,

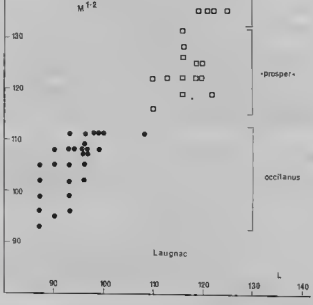


Fig. 9. — Répartition des deux premières molaires supérieures de *Peridyromys* de Laugnac en fonction de leur taille.

Source : MNHN, Paris

aux deux extrêmes d'une même population, ou bien la différence observée est-elle significative d'une coupure spécifique ? Sur un diagramme de dispersion qui représente les variations de la largeur des M^{1-2} par rapport à leur longueur (fig. 9), on s'aperçoit que les individus se répartissent en deux nuages distincts qui présentent toutefois une zone commune dans laquelle la séparation entre les deux est difficile à faire. Il ne s'agit pas d'un tri effectué entre les premières et les deuxièmes molaires. En effet, lorsque ces deux dents sont placées côte à côte sur un fragment de maxillaire, elles viennent toutes deux s'insérer dans un même groupe. D'autre part on ne peut invoquer une différence de taille liée au sexe car ce phénomène ne s'observe jamais chez les autres Gliridés fossiles ou actuels. Il est donc permis de penser que cette répartition correspond à la présence de deux formes proches l'une de l'autre mais malgré tout distinctes. La même expérience répétée avec du matériel provenant de Bouzigues (fig. 10) aboutit au même résultat. On remarque cependant que la moyenne des tailles est plus élevée qu'à Laugnac ; ceci peut correspondre à un âge un peu plus récent du gisement de Bouzigues.

Un troisième gisement va également nous apporter quelques informations intéressantes. Il s'agit de Wintershof-West, dont la faune de Rongeurs a été étudiée par R. Dehm (1950). Parmi les Gliridés, celui-ci a décrit deux espèces qu'il est possible de rattacher aux formes aquitaniennes, « *Dryomys* » *murinus* et « *Dryomys* » *gregarius*. Morphologiquement ces deux espèces sont assez proches l'une de l'autre. « *D* » *murinus*, le plus petit, ne présente pas de crêtes accessoires sur les deux M^{1-2} trouvées par R. Dehm. Cependant la présence de crêtes surnuméraires sur les molaires inférieures ainsi que sur la M^3, rend probable leur existence sur un certain nombre de premières ou deuxièmes molaires supérieures. Chez « *D* » *gregarius*, animal de grande taille les crêtes accessoires semblent plus constantes et les branches du trigone manifestent une tendance nette à s'écarter pour affecter la forme d'un U. Nous avions déjà noté ces caractères à propos de *Peridyromys brailloni*. La parenté semble évidente entre les grands spécimens de *P. brailloni* et « *D* » *gregarius*. Quant aux molaires que R. Dehm attribue à « *D.* » *murinus* il nous semble logique de les rattacher aux restes de Laugnac et Bouzigues pour lesquels L. Thaler proposait le nom de *P. prosper*.

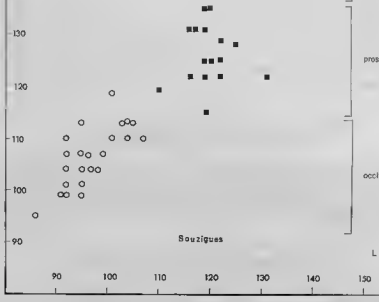


FIG. 10. — Répartition des deux premières molaires supérieures de *Peridyromys* de Bouzigues en fonction de leur taille.

Source : MNHN, Paris

Il paraît donc probable que dans les gisements aquitaniens supérieurs nous soyons déjà en présence de deux populations distinctes. Cependant à ce niveau il n'est pas facile de placer une coupure spécifique car les formes intermédiaires entre les deux groupes sont encore nombreuses. La séparation que nous avons faite découle d'un simple examen des diagrammes de dispersion et non d'une véritable analyse statistique. Cette dernière n'était pas réalisable avec d'aussi faibles échantillons, elle n'était même pas souhaitable car il apparaît évident que, dans un même gisement, toute population séparée en deux parties sans critère valable peut donner un résultat positif à l'analyse. Les résultats n'auraient aucune signification et masqueraient même parfois les relations véritables de la population envisagée. De ce fait nous ne conserverons qu'un seul nom d'espèce, *P. brailloni*, pour tous ces Gliridés de l'Aquitanien supérieur.

Pour essayer de retrouver l'origine de ces lignées de *Peridyromys* de grande taille, il nous faut descendre jusqu'au niveau de l'Aquitanien inférieur. Dans le gisement de Paulhiac nous avons examiné une espèce, *Peridyromys murinus*, en soulignant d'une part ses caractères primitifs et de l'autre sa grande plasticité morphologique. A partir de là nous avons pu définir une première lignée qui nous a conduit à *P. occitanus*. La taille ne s'est pas modifiée de façon significative et seule la présence de certains détails structuraux nous permet de distinguer les deux espèces. Mais à côté de cette lignée apparaît une nouvelle population composée d'individus plus robustes. Un phénomène de croissance différentielle accompagnée d'une généralisation de la présence des crêtes accessoires a pu permettre l'isolement de ce groupe nouveau à partir de *P. murinus*. Par suite cette unité se scinde à son tour en deux parties par suite d'une accélération différentielle de croissance d'une certaine fraction, celle qui, au Burdigalien, formera l'espèce « *Dryomys* » *gregarius* ». Cette hypothèse est traduite par la figure 11 qui montre les variations de la longueur et de la largeur moyenne des molaires supérieures de *Peridyromys* à travers le temps. Les graphiques résument les filiations que nous avons proposées.

Avant de conclure, sur ces Gliridés de grande taille, il faut évoquer un problème d'ordre taxonomique. R. Debm rangeait les espèces *gregarius* et « *murinus* » dans le genre « *Dryomys* ». Il était suivi en partie par L. Thaler qui plaçait une espèce dans le genre « *Dryomys* », l'autre dans le genre *Peridyromys*. L'espèce-type du genre *Dryomys*, *D. nitedula* Pallas, est un Gliridé actuel d'Eurasie dont les caractères odontologiques n'ont qu'un rapport lointain avec ceux des formes qui nous intéressent. En fait *Dryomys* a constitué pour les paléontologues un « fourre-tout » dans lequel on a fait entrer des animaux assez hétéroclites. M. Hugueney préfère attribuer la grande espèce de Bouzigues au genre *Pseudodryomys* de Bruijn. Or, chez ce dernier, protolophe et métalophe des deux premières molaires supérieures s'unissent avant d'atteindre le bord interne, ce qui donne un trigone très pointu. C'est le contraire qui se produit chez *P. brailloni* où, surtout sur la M^2, les deux lophes tendent à s'écarter donnant au trigone une allure en U. Nous préférons, pour notre part, rattacher ces espèces au genre *Peridyromys* dont elles semblent bien dériver. Cependant, il est fort possible que lorsque les liens de *P. brailloni* avec les formes miocènes seront mieux connus, on soit amené à isoler cet ensemble sous une appellation générique distincte.

Genre *GLIRUDINUS* de Bruijn 1966.

Ce genre rassemble actuellement des Gliridés très brachyodontes de taille petite à moyenne. caractérisés par des dents jugales planes ou très légèrement concaves. Les crêtes d'émail font souvent un angle très prononcé avec le plan sagittal ; elles s'accompagnent toujours de crêtes accessoires aussi hautes que les crêtes principales.

Gliridinus cf. *modestus* (Debm) 1950.
(fig. 8).

1966 *Gliridinus modestus* (Debm), Baud. et de B.
1968 *Gliridinus* cf. *modestus* (Debm), Baud. et de B.

Source : MNHN, Paris

En 1941 Freudenberg décrivait, sous le nom de *Dyromys praemurinus*, un nouveau Gliridé du Stampien supérieur de Gaimersheim. Il pensait avoir reconnu l'ancêtre de *P. murinus* de l'Aquitanien. C'est sous le nom générique de *Glirulus* que R. Dehm, dans son étude des Rongeurs de Wintershof-West, présentait deux espèces affines de celle de Gaimersheim : *G. modestus* et *G. gracilis*, différant l'une de l'autre par le degré de complication de la surface triturante des dents jugales. Les affinités relevées par R. Dehm entre ces petits Gliridés et le genre *Glirulus* semble ne provenir que d'un phénomène de convergence et H. de Bruijn (1966) créait pour ceux-ci le genre *Glirudinus*. Presqu'en même temps L. Thaler (1966) faisait connaître une forme de l'Aquitanien supérieur de Bouzigues sous le nom de *Muscardinus (Muscardinulus) bouziguensis* ; il la plaçait à l'origine des Muscardins actuels. C'est

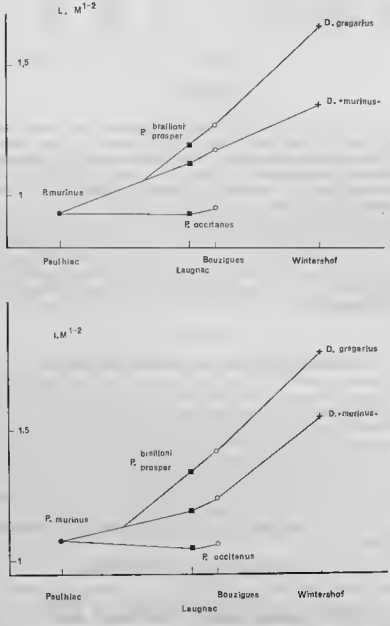


FIG. 11. — Modification de la taille des deux premières molaires supérieures de *Peridyromys* pendant l'Aquitanien.

Source : MNHN, Paris

un animal identique à celui de Bouzigues que nous avons retrouvé dans le gisement de Laugnac, où il n'est représenté que par quelques rares spécimens. En première analyse il nous a semblé que l'espèce aquitanienne devait se rattacher à *G. modestus* (Dehm).

Dimensions en mm.

	Longueur	Largeur	n
M_1	0,87	0,78	1
M_2	0,93 — (0,97) — 1,02	0,84 — (0,91) — 0,99	2
M_3	0,75 — (0,78) — 0,81	0,75 — (0,81) — 0,87	2
M^{1-2}	0,99	1,08	1

Description.

Les dents jugales sont légèrement concaves. Sur les molaires inférieures, mésolophide, centrolophide et métalophide sont obliques par rapport au plan sagittal. Le métalophide rejoint l'antérolophide au niveau de l'angle antéro-externe sans se fusionner avec lui. Le trigonide présente de ce fait un contour triangulaire très caractéristique. Le centrolophide est long et il existe toujours deux crêtes accessoires respectivement dans les synclinaux antérieur et postérieur. Les tubercules originels ne se distinguent pratiquement plus des crêtes d'émail.

L'unique dent supérieure que nous possédions semble devoir être rapportée à une M^1. Elle diffère assez peu des échantillons de Wintershof-West représentés par R. Dehm (1950, fig. 108-112), mais son dessin est un peu moins compliqué. Il n'y a que deux crêtes accessoires à l'intérieur du trigone et aucune extérieure à celui-ci. L'antérolophe n'est pas relié au protocone, ce qui semble être le cas général sur les M^1 de *G. modestus* ; en revanche, il rejoint le paracone. Le postérolophe est soudé à la fois au métacone et au protocone.

Discussion.

Le matériel en notre possession est insuffisant pour préciser les tendances évolutives du genre *Glirudinus*. Il semblerait cependant que le schéma structural des molaires aille en se compliquant à travers le temps. *C. praemurinus* ne possède par exemple qu'une seule crête accessoire sur les molaires supérieures et deux sur les inférieures. Dans l'Aquitanien supérieur de Bouzigues, il n'est pas rare de trouver des molaires supérieures pourvues de crêtes extratrigones, tandis que, à Laugnac, une des molaires inférieures possède deux crêtes accessoires dans l'antérosynclinide. Le degré de complication a encore augmenté lorsqu'on atteint le Burdigalien de Wintershof-West. A ce niveau on peut se demander si la distinction entre *G. gracilis*, forme à crêtes accessoires nombreuses, et *G. modestus*, forme plus simple, ne sépare pas les éléments extrêmes d'une même population. *G. gracilis* représenterait les éléments les plus évolués et *G. modestus* les éléments les plus simples d'une seule et même espèce. Dans ce cas, la forme aquitanienne devrait être considérée comme une espèce particulière sous le nom de *G. bouziguensis* (Thaler).

Glirudinus glirulus (Dehm) 1935.
(Fig. 8).

1968 « *Myoxus* » *glirulus* Dehm, Baud. et de B.

Extrêmement rare dans les gisements agenais, cette espèce n'est représentée dans nos collections que par une M_1 provenant de Paulhiac et deux M_2 provenant de Moissac I. Une première molaire

Source : MNHN, Paris

inférieure isolée, décrite par R. Dehm sous le nom de « *Myoxus* » *glirulus*, constitue l'holotype de l'espèce. M. Hugueney (1967) a fait connaître de façon complète la denture de cette forme. Elle la rattachait au genre *Gliruclinus* et avançait l'hypothèse d'une filiation directe entre elle et le genre *Heteromyoxus* du Burdigalien de Wintershof-West.

Mensurations.

	Longueur	Largeur	n
M_1	1,14	1,08	1
M_2	1,11 — (1,14) — 1,17	1,17 — (1,22) — 1 26	2

Description.

Les dents jugales sont parfaitement planes et les molaires inférieures rappellent celles du genre *Glis*, le loir actuel.

— M_1 se distingue par le rétrécissement de sa portion mésiale. Elle possède deux racines très allongées. Le centrolophide, assez modeste, est libre. L'antérolophide n'atteint pas le protoconide. L'inclinaison du métaconide détermine l'allure triangulaire du trigonide particulière à ce genre. Il existe deux crêtes accessoires, l'une dans l'antérosynclinide, l'autre dans le postérosynclinide.

— M_2 présente un profil plus carré que celui de la molaire qui la précède. Sa racine antérieure est dédoublée. Le centrolophide est faible, il peut être relié au métaconide.

Le dessin de ces dents est proche de celui qui caractérise les *Gliruclinus* de petite taille, mais on peut cependant relever quelques différences importantes, entre autres la planéité parfaite des couronnes et la brièveté du centrolophide. Si le rapprochement avec le genre *Heteromyoxus* évoqué par M. Hugueney était confirmé, c'est, pensons-nous, avec celui-ci qu'il faudrait ranger l'espèce *glirulus*.

Genre *VASSEUROMYS* Baud. et de B. 1966

Le genre *Vasseuromys*, dont le nom rappelle le géologue G. Vasseur qui découvrit les gisements de Paulhiac et Laugnac, fut signalé pour la première fois (Baud. et de B. 1966) parmi du matériel provenant justement de Laugnac. Jusqu'ici il n'avait jamais été retrouvé en dehors de cette station.

Ce genre rassemble des Gliridés de taille moyenne dont les dents jugales présentent une surface occlusale fortement concave. Les tubercules des molaires ont tendance à s'allonger et à se rejoindre formant ainsi des murailles longitudinales qui dominent le reste de la surface occlusale ; celle-ci est sillonnée par des crêtes mousses et basses. Le trigone des molaires supérieures, largement écarté, affecte une forme en U ; il y a tendance à la formation d'un endolophe continu.

Vasseuromys se distingue bien des Gliridés qui lui sont contemporains ou voisins dans le temps. Le genre *Gliruclinus* possède des molaires aux couronnes plus planes ; les crêtes y sont fortement inclinées par rapport à l'axe longitudinal, leur arête est plus mince et moins mousse, les crêtes accessoires arrivent au niveau des principales, ce qui n'est pas le cas chez *Vasseuromys*. On n'y observe jamais par ailleurs la formation de murailles internes ou externes.

Microdyromys est de taille plus faible et les crêtes accessoires des molaires sont plus courtes. Les tubercules externes demeurent bien individualisés et ne se fondent pas en une muraille continue. D'autre part la brachyodontie y semble moins accusée que chez *Vasseuromys*.

Source : MNHN, Paris

Ce sont, hormis la taille, les mêmes caractères qui séparent *Vasseuromys* de *Peridyromys*. Il faut y ajouter la relative simplicité de ce dernier chez lequel les crêtes accessoires ne sont jamais très nombreuses.

C'est aussi la simplicité de leur structure qui écarte du genre aquitanien les *Pseudodryomys* décrits par H. de Bruijn (1966) dans le Miocène de la péninsule ibérique. L'allure pincée du trigone des molaires supérieures, où le paralophe et le métalophe se rejoignent avant d'atteindre le bord interne, contraste avec le trigone très ouvert de *Vasseuromys*.

Branssatoglis présente quelques points communs avec le genre *Vasseuromys*. Il s'en éloigne cependant par une taille un peu plus élevée en moyenne, par le dessin du trigone et la faible hauteur des crêtes des molaires supérieures, par l'absence de murailles longitudinales sur les molaires inférieures et par des tubercules faisant davantage saillie au-dessus du niveau des crêtes d'émail.

Ces particularités rendent difficile l'examen des liens susceptibles d'unir *Vasseuromys* aux autres *Gliridés*. Nous verrons toutefois qu'il est possible de rechercher son origine auprès des *Peridyromys* du début de l'Aquitanien. Sa descendance demeure pour l'instant inconnue.

Vasseuromys rugosus Baud. et de B. 1966.
(Fig. 12).

1968 *Vasseuromys rugosus* B. et de B., Baud. et de B.
1969 *Vasseuromys rugosus* B. et de B., Hugueney.

Holotype — P_4, M_1, M_2 (Lg. 16, Laugnac, Lab. Paléont. vert., Paris).
Paratype — M^{1-2} (CG. 322, Laugnac, Mus. Bâle).
Localité — Laugnac (Aquitanien supérieur).
Diagnose émendée.

Vasseuromys caractérisé par la multiplicité des crêtes accessoires et par des molaires supérieures pourvues d'un endolophe continu.

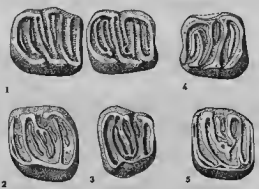


FIG. 12.

Vasseuromys rugosus Laugnac :

1. — M_1-M_2 d. (Lg. 15).
2. — M^{2-3} g. (M.B., Cg. 322).
3. — M^3 g. (Lg. 25).

Vasseuromys priscus Moissac I :

4. — M_1 g. (Ls. 3) — Holotype.
5. — M^{2-3} g. (Ls. 9).

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

MENSURATIONS en mm.

	Longueur	Largeur	n
P_4	0,84 — (0,88) — 0,93	0,69 — (0,76) — 0,81	3
M_1	1,14 — (1,17) — 1,20	1,02 — (1,05) — 1,08	3
M_2	1,20 — (1,21) — 1,23	1,14 — (1,15) — 1,20	5
M_3	1,02 — (1,03) — 1,05	0,96 — (1,01) — 1,05	3
P^4	0,84	0,96	1
M^{1-2}	1,20	1,32	1
M^2	0,96	1,14 — (1,18) — 1,23	2

DESCRIPTION.

Mâchoire inférieure.

— Nous possédons trois spécimens différents de la P_4. Deux présentant une portion mésiale effilée, la troisième, un peu plus grosse, a un contour sub-trapézoïdal. Cette dernière pourrait être interprétée comme une quatrième molaire déciduale, mais la présence d'une seule racine sur chacune de ces dents nous incite à les ranger toutes parmi les prémolaires. En effet, les molaires de lait sont généralement biradiculées. Les trois spécimens sont fortement molarisés. Le trigonide est susceptible de présenter deux dessins différents Dans un cas, antérolophide et métalophide rejoignent chacun le protoconide et le métaconide, fermant ainsi complètement l'antérosynclinide. Dans l'autre, ces deux crêtes sont indépendantes ; l'antérolophide se poursuit, après le métaconide, par le centrolophide tandis que le métalophide, dans ce cas fortement arqué, n'atteint pas le métaconide. Le protoconide est toujours prolongé par une crête longitudinale qui court, sur le bord externe, à la rencontre de l'extrémité vestibulaire du mésolophide. Le centrolophide est bien développé. Il est suivi par une petite crête accessoire tantôt isolée, tantôt unie à l'entoconide. Le postérosynclinide contient une crête accessoire importante, précédée par une crête plus petite.

— M_1 présente des proportions plus modestes que M_2, dont elle se distingue en outre par sa portion antérieure rétrécie. Sur M_2 c'est la partie distale de la dent qui présente le diamètre transversal le plus faible. Le dessin occlusal obéit à un même schéma d'ensemble sur les deux molaires mais il est soumis à de nombreuses variations de détail qui ne semblent pas inféodées à la place de la dent sur la mâchoire.

L'allure générale est marquée surtout, d'un côté, par la concavité des couronnes, accentuée par les crêtes longitudinales qui se forment le long des bords vestibulaire et lingual, et de l'autre par la multiplicité des rides transversales. L'antérosynclinide est toujours étroit et ne contient qu'une seule crête accessoire, suivie toutefois sur un spécimen par une ridule d'émail. C'est là une différence importante avec les genres *Glirudinus* et *Microdyromys* chez lesquels les crêtes accessoires ont tendance à se masser dans un large synclinide antérieur. Sauf dans un cas, l'antérolophide rejoint le protoconide. L'extrémité linguale du métalophide reste libre ou se soude au métaconide. Ce dernier se prolonge

Source : MNHN, Paris

vers l'arrière par une crête élevée qui se recourbe vers l'extérieur pour donner naissance au centrolophide. Celui-ci, très allongé, atteint souvent la face vestibulaire où il donne naissance à une courte crête longitudinale ; sur un échantillon, le centrolophide, détaché du bord interne, est indépendant de la crête longitudinale issue du métaconide. L'hypoconide et souvent l'entoconide sont également à l'origine d'une portion de crête bordière. Le postérolophide, dans sa partie vestibulaire, se prolonge vers l'avant, participant ainsi à la muraille externe. Il existe de nombreuses crêtes accessoires. En dehors de celle que nous avons signalée dans l'antérosynclinide, nous en trouvons une entre métalophide et centrolophide, une autre entre ce dernier et le mésolophide ; celle-ci peut s'unir à l'entoconide ou à l'extrémité distale de la crête bordière issue du métaconide. Le postérosynclinide contient trois crêtes accessoires, l'une plus importante, encadrée de deux plus petites. Nous relevons ici encore une différence avec les genres *Glirudinus* et *Microdyromys* chez lesquels le postérosynclinide, relativement étriqué, ne contient qu'une seule crête accessoire.

— M_3 est plus courte que les dents qui la précèdent mais on y retrouve les mêmes murailles externe et interne. Les crêtes accessoires sont plus réduites et un peu moins nombreuses. On en remarque une dans l'antérosynclinide, une autre, réduite, en arrière du métalophide et parfois une troisième entre le centrolophide et le mésolophide. Le postérosynclinide en contient une principale flanquée d'une ou deux autres de dimensions plus modestes.

Mâchoire supérieure.

— P^4 présente un contour cordiforme et une surface occlusale concave sillonnée par des crêtes basses. Comme la prémolaire inférieure, elle montre un fort degré de molarisation. Il existe un endolophe continu. L'antérolophe s'unit au paracone par son extrémité vestibulaire. De son côté le postérolophe est relié au métacone. A l'intérieur du trigone on remarque trois crêtes dont deux, plus importantes, semblent correspondre aux centrolophes ; leur extrémité vestibulaire reste libre tandis qu'elles se soudent entre elles dans leur portion linguale.

— M^{1-2}, très concave, possède également un endolophe continu. Son contour est sub-quadratique, l'angle antéro-interne étant cependant un peu effacé. L'antérolophe reste libre à son extrémité vestibulaire, mais en revanche le postérolophe se soude au métacone. Le trigone, largement écarté, contient cinq crêtes relativement importantes parmi lesquelles il est difficile de distinguer les centrolophes. Les trois crêtes centrales se confondent, dans leur portion labiale, en une crête unique qui rejoint le paracone. On note également dans ce trigone des crêtes plus petites et de petites boursouflures d'émail. Il existe aussi deux crêtes accessoires extérieures au trigone, l'une dans l'antérosynclinal, l'autre dans le postérosynclinal.

— M^3, pourvue également d'un endolophe continu, se reconnaît à son allure trapézoïdale. Antérolophe et postérolophe se soudent, par leur extrémité externe, respectivement au paracone et au métacone. Le trigone, aussi écarté que sur M^{1-2}, contient cinq crêtes d'interprétation délicate. Sur les deux spécimens observés, l'antérocentrolophe est relié au paracone. Sur l'un d'entre eux il semblerait que ce soit aussi le cas du postérocentrolophe, ce qui détermine un recul du sinus externe ; sur l'autre, la crête que nous interprétons comme le postérocentrolophe reste libre à son extrémité vestibulaire, tandis qu'une crête, sans doute accessoire, située entre les deux centrolophes rejoint le métacone. Dans les deux cas, on aurait donc un même schéma comportant les deux centrolophes précédés, séparés et suivis par une crête accessoires. La crête accessoire antérieure et les deux centrolophes se soudent par leur extrémité linguale. Sur aucun de nos deux exemplaires il n'existe de crêtes accessoires extérieures au trigone.

Vasseuromys priscus nov. sp.
(Fig. 12).

Holotype — M_{1-2} (Ls. 3, Moissac I, Lab. Paléont. Vert., Paris).
Paratype — M_{1-2} (Ls. 9, Moissac I, Lab. Paléont. Vert., Paris).
Localité — Moissac I, (Aquitanien moyen).
Diagnose —

Source : MNHN, Paris

Vasseuromys dont les dents ne possèdent qu'un nombre peu élevé de crêtes accessoires. La muraille externe des molaires inférieures est à peine ébauchée. Les molaires supérieures présentent une tendance à former un endolophe continu.

Mensurations en mm.

	Longueur	Largeur	n
M_{1-2}	1,14 — (1,14) — 1,14	1,02 — (1,05) — 1,08	2
M^{1-2}	1,05 — (1,07) — 1,08	1,17 — (1,20) — 1,23	3

Description.

— Les molaires inférieures présentent une surface occlusale concave à contour sub-trapézoïdal. L'antérolophide, libre du côté externe, rejoint le métaconide ; puis la crête se continue sur le bord lingual avant de se replier pour donner naissance à une centrolophide allongé, susceptible de rejoindre le bord vestibulaire. Le métalophide est indépendant du métaconide. L'hypoconide s'allonge dans l'axe mésio-distal amorçant ainsi la muraille externe telle qu'elle existe chez *V. rugosus*. Il y a deux crêtes accessoires principales dans l'antérosynclinide. Le spécimen choisi comme holotype (Ls. 3) montre également deux crêtes plus réduites, l'une entre métalophide et centrolophide, l'autre entre centrolophide et mésolophide.

Sur les molaires supérieures les deux branches du trigone peuvent être légèrement écartées du côté interne. L'antérolophe et le postérolophe restent libres du côté vestibulaire. Sur le bord lingual, le postérolophe est toujours relié au protocone alors que l'antérolophe en reste séparé sur les dents fraîches ; la liaison ne s'effectue qu'à partir d'un certain degré d'usure de la couronne. Il existe alors un endolophe continu qui accentue l'allure en U du trigone. Les deux centrolophes, assez longs, se fusionnent entre eux à leur extrémité linguale. On distingue également deux ou trois crêtes accessoires d'importance inégale, l'une d'entre elles pouvant se souder, du côté palatin, aux deux centrolophes. Il n'y a pas de crêtes accessoires en dehors du trigone.

Discussion.

C'est semble-t-il, auprès du genre *Peridyromys* et plus spécialement de l'espèce *murinus* que l'on peut rechercher l'origine du genre *Vasseuromys*. L'écart entre *V. priscus* et *P. murinus* n'est pas insurmontable. Nous avons vu que chez *P. murinus* la présence de crêtes accessoires ne constituait pas un phénomène exceptionnel. La multiplication de ces crêtes surnuméraires, l'augmentation de taille, l'apparition d'une ébauche de crêtes bordières par allongement des tubercules des molaires inférieures et enfin la tendance vers un endolophe continu nous conduiraient à *V. priscus* ; l'accentuation de tous ces caractères donnerait ensuite *V. rugosus*. Au niveau du gisement de Moissac I., la différence peut être subtile entre les molaires de *Vasseuromys* (surtout les inférieures) et celles des premiers représentants de la lignée qui conduit vers les grands *Peridyromys* de l'Aquitanien supérieur. Les deux groupes présentent un agencement analogue des crêtes principales et deux crêtes accessoires bien développées. Les *Vasseuromys* se distinguent seulement par la tendance des tubercules externes à s'allonger et, éventuellement, la présence de crêtes supplémentaires. On peut penser qu'à un niveau plus ancien, plus proche de la divergence entre ces différentes lignées, la distinction soit tout à fait impossible à établir.

Source : MNHN, Paris

Au delà du gisement de Laugnac, nous perdons la trace du genre *Vasseuromys*. Nous avons soulignés au début de ce chapitre les caractères qui l'opposaient aux autres Gliridés du Miocène. Aucun de ces derniers ne semble devoir lui être rattaché. S'agit-il d'une lacune dans nos connaissances ou bien cette absence est-elle liée à la disparition du genre après l'Aquitanien ? Les travaux relatifs aux Gliridés du Miocène nous paraissent encore insuffisants pour que nous puissions opter pour l'une ou l'autre solution.

CONCLUSIONS SUR LA FAMILLE DES GLIRIDÉS

En considérant la faune de Rongeurs de l'Aquitanien, on est frappé par la grande diversité de la famille des Gliridés. Dans les formations de l'Agenais nous avons pu décrire quatre genres différents renfermant neuf espèces. Ce nombre serait augmenté si l'on considérait *P. brailloni* et *P. prosper* comme deux espèces distinctes. Cet ensemble touffu est parfois difficile à démêler par la suite de la régularité avec laquelle chaque forme reproduit le schéma occlusal originel des dents jugales.

Origine des diverses lignées.

Plusieurs hypothèses peuvent être avancées pour décrire le mode de filiation des Gliridés aquitaniens.

1 — Dans la mesure où nous connaissons une forme, *Peridyromus murinus*, qui montre avec une grande simplicité le dessin trigonodonte originel, il est tentant de la considérer comme une souche d'où dériveraient toutes les autres. Ce processus entraînerait, en général, l'apparition graduelle de crêtes accessoires et, le cas échéant, une augmentation de taille. Une objection essentielle peut cependant être avancée contre ce type d'explication. Au Stampien supérieur, époque au cours de laquelle apparaît dans l'état actuel de nos connaissances, cette forme très simple *(P. murinus)*, il existe aussi deux autres lignées, *Glirudinus* et *Branssatoglis*. La différenciation de ces lignées n'a pu se faire qu'à partir d'une forme plus ancienne.

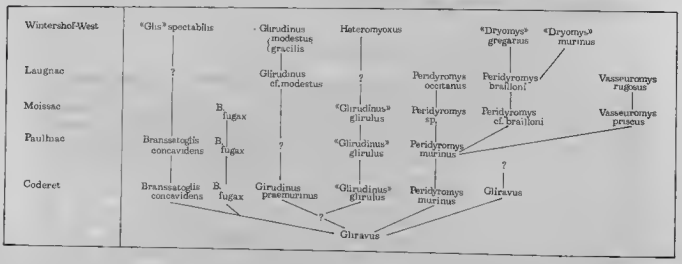


Fig. 13. — Tableau de l'évolution présumée des Gliridés à la fin de l'Oligocène et au début du Miocène.

Source : MNHN, Paris

Certaines lignées plus récentes peuvent cependant, avec une certaine vraisemblance, trouver leur source chez les *Peridyromys* de l'Aquitanien inférieur. Nous avons vu que c'était certainement le cas de *P. occitanus* et probablement de *P. brailloni* et *Vasseuromys*. Les formes intermédiaires retrouvées dans le gisement de Moissac I montrent que les divergences entre ces groupes s'effectuent sans hiatus important.

2 — On peut penser également que tous ces rameaux plongent leurs racines dans le genre *Gliravus*. Ce dernier possède déjà, à l'état d'ébauche, le dessin typique qui se retrouve, avec diverses modalités d'aménagement, sur toutes les molaires de Gliridés. La taille des différentes espèces s'étage selon un éventail suffisant pour que toutes les formes plus récentes, grandes ou petites, puissent en dériver. Il existe effectivement une parenté indéniable entre certaines formes du Stampien et de l'Aquitanien et le genre *Gliravus*. Ainsi *P. murinus* ou *Branssatoglis* sont encore proches du genre primitif par le dessin des crêtes d'émail comme par l'allure des tubercules originels, saillants nettement au-dessus des crêtes. C'est aussi le cas pour *Gliruclinus praemurinus*, mais c'est moins évident pour *Gliruclinus glirulus* à qui la planéité parfaite des couronnes confère une allure résolument moderne. En revanche, et ceci confirme ce qui a été dit ci-dessus, cela nous paraît impossible pour les fossiles de l'Aquitanien moyen et supérieur, tels *Vasseuronys* ou *P. brailloni*. S'il fallait relier chacun d'entre eux au genre *Gliravus*, il faudrait pour cela envisager des formes intermédiaires ; or en toute logique la morphologie de ces formes ne saurait être imaginée comme différente de celle de *P. murinus*.

3 — Il est enfin possible d'envisager que l'apparition de chacune de ces lignées est liée à une migration. C'est une éventualité que nous ne donnons que pour mémoire. En effet nous ne voyons pas la nécessité d'une telle hypothèse de travail dans la mesure où nous sommes à même de connaître l'enchaînement des espèces à travers l'Aquitanien avec un certain degré de précision et une assez grande vraisemblance. En outre, nul enrichissement de la faune, par migration, n'a été constaté au cours de cette période ; il est difficile de supposer que seuls les Gliridés aient pu parvenir en Europe occidentale sans être accompagnés de tout un cartège d'immigrants. Il est possible que les Rongeurs, à cause de leur petite taille, émigrent dans des conditions différente de celle des gros Mammifères, mais on est guère renseigné sur ce sujet.

Type de développement.

L'histoire des Gliridés s'ouvre à nos yeux par une longue phase monotone. Depuis l'Eocène moyen, le genre *Gliravus* représente à lui tout seul cette famille. Sa fréquence, dans les gisements que nous connaissons, demeure relativement faible. Soudain, avec la fin du Stampien, commence une période florissante. Le groupe éclate en de nombreux rameaux qui se subdivisent à leur tour pendant l'Aquitanien. C'est alors pour la famille une époque de buissonnement intense qui s'accompagne d'une augmentation considérable du nombre d'individus. Les Gliridés constituent, par exemple, le groupe dominant dans l'association faunistique du gisement de Bouzigues. On a pu comparer ce type de développement à une « inflorescence » touffue surmontant un long « pédoncule » mince et délicat. La phase cladogénétique, qui constitue « l'inflorescence » s'oppose à la phase qui la précède, pendant laquelle un type morphologique à peu près uniforme va de pair avec une rareté relative dans les gisements. Elle s'oppose à certaines phases, observées dans d'autres groupes. Dans celles-ci des populations nombreuses sont composées d'individus qui restent proches du type moyen de la population. Ce dernier cas semble dénoter la réalisation d'un bon équilibre biologique avec le milieu.

Le phénomène de ramification qui affecte la famille des Gliridés à la fin de l'Oligocène, semble avoir entraîné l'existence de plusieurs foyers de développement. L'exemple de *P. murinus*, qui se comporte de façon particulière dans les quelques régions que nous avons envisagées, l'absence des *Gliruclinus* de petite taille à Paulhiac et Moissac I-Lespinasse alors que la lignée est signalée dès le Stampien, la présence du genre *Vasseuromys* dans les seuls gisements aquitains, sans apporter des preuves péremptoires, semblent appuyer cette idée. Cependant, il est vrai que des conditions écologiques strictement locales peuvent suffire à expliquer une variation dans la composition faunistique de tel ou tel gisement.

Source : MNHN, Paris

Nos connaissances sur les Gliridés aquitaniens comportent encore de nombreuses lacunes. Pour l'instant, l'hypothèse de foyers de développement distincts et plus ou moins indépendants pour cette famille ne pourra être envisagée qu'avec une extrême prudence.

Conditions du développement.

Un tel changement d'aspect dans l'arbre phylogénétique des Glirides appelle quelques explications. Si ce phénomène ne répond pas à une causalité purement interne, il devrait être possible de rechercher et de définir les conditions et les causes d'une telle expansion. Les modifications qui affectent le reste de la faune ainsi que les associations floristiques peuvent nous aider dans ce travail.

1 — *Variations faunistiques.*

La faune aquitanienne a été maintes fois qualifiée de « faune stampienne appauvrie ». De nombreuses formes, qui abondent encore dans les niveaux stampiens de la « molasse de l'Agenais », manquent déjà dans le gisement de Paulhiac qui marque le début de l'Aquitanien dans la région agenaise. Parmi les principaux absents il faut noter les Carnivores Créodontes, les Anthracothères et le groupe des Rongeurs Théridomorphes. Mais chacune de ces extinctions semble réclamer une explication différente.

Les Créodontes subissent depuis le début de l'Oligocène la concurrence des Carnivores Fissipèdes au cerveau plus développé, aux membres plus agiles, en un mot mieux adaptés à la poursuite et à la capture des proies. On assiste lentement au déclin des Carnassiers primitifs ; au sommet du Stampien, seuls quelques restes assez rares sont encore signalés et leur disparition complète à l'Aquitanien semble n'être que l'aboutissement d'un processus engagé depuis longtemps qui ne demande point de cause particulière à ce niveau.

Les Théridomorphes, groupe très abondant et diversifié, étaient des Rongeurs adaptés, semble-t-il, à un habitat désertique, comme en témoignent les énormes bulles auditives connues dans le genre *Issiodoromys* (Lavocat, 1951). La tendance générale du groupe vers l'hypsodontie ne vient pas combattre cette hypothèse ; cette modification dentaire permet une meilleure adaptation à une nourriture centrée sur des végétaux xérophytes. Or il ne semble pas que le climat se modifie beaucoup à la fin du Stampien, sinon vers une accentuation du caractère désertique. Les conditions extérieures ne peuvent donc être invoquées pour expliquer la disparition des Théridomorphes. Certains auteurs ont pensé que la présence des premiers Lagomorphes, dont on connaît le formidable pouvoir d'expansion, aurait contribué à les éliminer.

Les Anthracothères paraissent avoir été liés à un milieu, sinon aquatique, tout au moins très humide. La raréfaction des marécages et des étangs permet peut-être d'expliquer leur disparition de la scène géologique.

Aucune des causes possibles d'extinction de ces différents Mammifères n'a pour corollaire le développement des Gliridés. La fin des Créodontes, déjà rares, ou celle des Théridomorphes et des Anthracothères ne paraît pas les avoir affectés. Leur petite taille et leur brachyodontie ne les mettaient pas en concurrence directe avec les Théridomorphes. D'autre part, leur régime essentiellement frugivore ne permet pas de considérer l'aggravation des conditions de sécheresse comme un avantage. Il faut aussi remarquer que leur expansion commence quelques temps avant l'extinction des Mammifères considérés.

2 — *Variation de la flore.*

Toutes les études portant sur la flore de l'Oligocène arrivent à la conclusion qu'elle n'a pu se développer que sous un climat subtropical ou tout au moins tempéré chaud. A l'Eocène, quelques végétaux annonçant un climat plus tempéré, viennent s'ajouter aux formes purement tropicales du Crétacé. Ce phénomène s'accentue durant l'Oligocène. A côté des Gymnospermes (Cyprès et Séquoias) et des Palmiers, apparaissent progressivement des Micocouliers, Charmes, Bouleaux, Ormes, Cannelliers, Mimosées, Figuiers, Aulnes, Chataîgniers, Chênes et Peupliers. L'installation d'un climat à alter-

Source : MNHN, Paris

nance saisonnière est marquée par l'augmentation du nombre des arbres à feuilles caduques qui, à la fin de l'étage, semblent prédominant dans la végétation. Ces forêts devaient offrir un milieu extrêmement favorable aux Gliridés, animaux arboricoles au régime essentiellement frugivore. Il n'est donc pas impossible que l'important développement des Gliridés soit en partie lié à l'importance croissante prise par les végétaux à feuilles caduques.

Notons toutefois que le remplacement d'un type végétal par un autre semble s'être effectué de façon progressive alors que l'expansion des Gliridés apparaît à nos yeux comme un phénomène plus brutal.

Intérêt stratigraphique des Gliridés.

Jusqu'à la fin de l'Oligocène, les Gliridés, avec l'unique genre *Gliravus*, ne sont pas d'une grande utilité stratigraphique. Au Stampien terminal, ils forment cependant, avec quatre genres et six espèces, une association assez caractéristique. C'est sensiblement le même groupement que nous trouvons dans l'Aquitanien inférieur de Paulhiac ; remarquons toutefois à ce niveau l'absence du genre *Gliravus*. Il ne semble pas que les différences que nous avons pu mettre en évidence au sujet de l'espèce *P. murinus* doivent être mises au compte d'une modification diachronique mais plutôt d'une variation d'ordre géographique. Ce phénomène doit être souligné. Nous sommes en effet au début de l'expansion des Gliridés et leur vitesse d'évolution atteint sans doute un taux élevé. Ce faible écart morphologique indique que, malgré les nombreuses extinctions qui marquent le début de l'Aquitanien, il n'existe qu'un laps de temps assez court entre le gisement de Paulhiac et les derniers gisements stampiens. Le niveau de Laugnac est, en revanche, bien distinct de celui de Paulhiac. On ne retrouve pas une seule espèce commune dans ces deux stations. Entre les deux, la faune de Moissac-Lespinasse conserve une certaine originalité ; on y remarque les représentants de la lignée qui conduit vers *P. brailloni* ainsi que les premiers *Vasseuromys*. On peut conclure qu'une période assez longue sépare les deux stations du Calcaire blanc et du Calcaire gris de l'Agenais. Nous ne connaissons pas encore les Gliridés qui, en Aquitaine, succèdent à la faunule de Laugnac, mais la faune de Rongeurs du Burdigalien a été décrite dans le gisement de Wintershof-West (Dehm, 1950). Elle se distingue de celle de Laugnac par la présence de « *Glis* » *spectabilis* et *Heteromyoxus* qui manquent dans le gisement agenais. Mais ces deux lignées ont été reconnues à Lespinasse et à Paulhiac. Il est permis de penser que leur absence au niveau du Calcaire gris est le fruit d'une lacune de nos connaissances. Les autres formes en revanche ne présentent que des différences relativement modestes. Il semble donc que le Burdigalien de Wintershof-West ne soit pas bien éloigné dans le temps du gisement de Laugnac.

FAMILLE DES EOMYIDÉS

Inconnue dans la faune actuelle, la famille des Eomyidés apparaît dans nos régions au début de l'Oligocène avec *Eomys antiquus* (Aymard), du gisement de Ronzon. Ces Rongeurs, comme les Gliridés, se diversifient à partir de la fin de cet étage. On voit alors apparaître diverses lignées dont l'origine exacte nous est encore inconnue. A la même époque, en Amérique du Nord, on retrouve des formes assez voisines des Eomyidés européens ; elles dérivent, semble-t-il, d'un genre de l'Eocène terminal, *Protadjidamo*. Nous avons trouvé trois genres différents dans l'Aquitanien de l'Agenais, chacun de ces genres se cantonnant à un seul gisement.

Genre *RHODANOMYS* Depéret et Douxami 1902

Décrit par Depéret et Douxami (1902) à partir d'une unique mandibule, le genre *Rhodanomys* est bien représenté à Paulhiac. Pour certains auteurs, il devrait être réuni au genre *Eomys* Schlosser.

Source : MNHN, Paris

Les caractères morphologiques restent assez proches entre les deux genres et le plus récent *(Rhodanomys)* pourrait avec beaucoup de vraisemblance dériver du plus ancien *(Eomys)*. Les modifications essentielles affectent la taille et la hauteur relative de la couronne, plus élevée chez *Rhodanomys*, le développement des crêtes intermédiaires, mésolophe et mésolophide, l'orientation des crêtes d'émail et l'effacement relatif des tubercules primordiaux. La fusion des deux genres avait été envisagée par R. Lavocat (1951) et L. Thaler (1966). Cependant, un travail récent de J. L. Hartenberger (1966, publié en 1968) montrait que le genre *Eomys*, au sens strict, se rencontrait encore dans le Vallésien (Miocène supérieur), donc dans des niveaux beaucoup plus récents que l'Aquitanien. Il semblerait de ce fait que le genre *Eomys* constitue une lignée indépendante et bien individualisée. *Rhodanomys* se trouve alors sur un rameau latéral, position phylétique qui peut justifier le maintien d'une appellation générique distincte.

Rhodanomys schlosseri Depéret et Douxami 1902.
(Fig. 14).

1948 *Rhodanomys schlosseri* Dep. et Doux. Richard.
1966 *Eomys schlosseri* (Dep. et Doux.) Thaler.

C'est l'unique espèce du genre. Signalée pour la première fois à Pyrimont-Challonges (Savoie), elle a été retrouvée dans différents autres gisements, notamment à Coderet, La Colombière, Tomerdingen et Weissenburg. Toutes ces stations s'étagent entre le Stampien terminal et la fin de l'Aquitanien. Lors de sa révision des Rongeurs de Coderet, M. Hugueney (1969) estimait que la forme de Limagne devait constituer sous le nom de *R. schlosseri transiens*, une sous-espèce qui différait de l'holo-

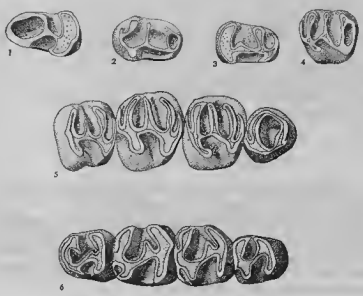


Fig. 14. — *Rhodanomys Schlosseri* — Paulhiac :

1. — D_4 g. (Ph. 1835).
2. — D_4 d. (Ph. 1382).
3. — D_4 d. (Ph. 1397).
4. — D^4 g. (Ph. 1302).
5. — p^4-M^2 g. (Ph. 113).
6. — P_4-M_1 g. (Ph. 108).

Toutes les pièces × 15 env.

Source : MNHN, Paris

type par une taille plus grande, un mésolophide mieux développé sur les M_{1-2} inférieures et une M^1 « montrant le plus souvent à l'état frais cinq anticlinaux internes ».

Description.

Mâchoire inférieure.

— D_4 possède deux racines, comme la prémolaire qui lui succède, et une couronne allongée. La face occlusale présente un dessin très variable. On y reconnaît toujours une crête longitudinale qui unit le trigonide au talonide. Sur celle-ci, se greffent différentes crêtes transversales. En avant, l'antérolophide ou cingulum antérieur existe toujours. Le métalophide en revanche peut faire défaut. Ces deux formations sont souvent réunies par une petite crête qui court le long du bord lingual. Le mésolophide présente un développement varié ; parfois inexistant, il atteint dans d'autres cas le bord lingual. L'hypoconide et l'entoconide sont toujours réunis par l'hypolophide. Ce dernier est doublé en arrière par un postérolophide assez court et rapidement effacé par l'usure, comme sur les molaires inférieures d'*Eomys zitteli*.

— P_4 a un contour ovoïde. Elle présente deux crêtes transversales, antérieure et postérieure, correspondant au métalophide et à l'hypolophide. Elles sont reliées par une crête longitudinale oblique qui, depuis le milieu de la crête antérieure, gagne la portion externe de l'hypolophide. On note quelquefois la présence d'un rudiment de mésolophide.

— Les molaires sont pourvues de trois racines. Elles possèdent un antérolophide ; bien visible sur les dents fraîches, il disparaît après un certain degré d'usure. Le mésolophide n'est jamais très développé surtout sur M_3 où il peut manquer. On n'observe jamais, contrairement à ce qui existe chez *Eomys*, la présence du postérolophide.

Mâchoire supérieure

— D^1 ressemble beaucoup aux molaires ; elle s'en éloigne toutefois par sa taille plus faible, sa couronne plus basse et par un sinus interne plus étroit. P^4, sensiblement de même taille que M^2 ne possède pas d'antérolophe, donc pas de premier synclinal. Le mésolophe, souvent absent, peut quelquefois atteindre le bord externe.

— M^1 est plus grande que M^2 mais la différence n'est pas assez importante pour permettre de distinguer entre elles les dents isolées. Les tubercules primordiaux sont encore légèrement visibles sur les dents fraîches, surtout du côté lingual. Le schéma occlusal comporte cinq crêtes transversales (anticlinaux) insérées sur une crête longitudinale. Le premier synclinal est le plus court et le moins profond ; c'est le premier qui disparaît avec l'usure de la dent, suivi par le quatrième. Le mésolophe, bien développé, s'étend jusqu'au bord vestibulaire. Ce n'est pas le cas sur l'un des deux maxillaires de *Rhodanomys* provenant de Coderet que figurent Stehlin et Schaub (1951). Un examen complet de la population du gisement de l'Allier a montré que ce n'était pas le cas général. Le spécimen représenté par Stehlin et Schaub provient sans doute d'un niveau plus ancien que celui qui a fourni la faune classique de Coderet, ce qui explique ce caractère archaïque. Quelquefois, sur M^2, ce mésolophe unit en diagonale l'hypocone et le paracone. Lorsque ce phénomène s'accompagne de la rupture de la crête longitudinale entre paralophe et mésolophe, le dessin obtenu rappelle celui que l'on connaît dans le genre *Apeomys*. Il est pourtant encore possible de distinguer les molaires de *Rhodanomys* (outre leur taille supérieure) à la faiblesse du premier synclinal.

— M^3 est très réduite. Le protocone se soude normalement à l'hypocone et la crête longitudinale disparaît dans la plupart des cas. A la limite ne subsistent plus que le paralophe et le métalophe qui se rejoignent sur la face vestibulaire, ne formant alors qu'une seule crête elliptique et continue. Ce phénomène existe également dans le genre *Ritteneria*. On note cependant quelquefois des vestiges des autres formations.

Source : MNHN, Paris

Comparaison avec la forme de Coderet.

Grâce aux mensurations que nous a aimablement communiquées M. Hugueney, nous avons pu comparer la population de Paulhiac à celle de Coderet par la méthode de l'analyse de variance. La variable utilisée est la longueur des dents jugales.

	Paulhiac		Coderet			
	m	s^2	n	m	s^2	F
P^4	100	28	38	98	19	1,458
M_{1-2}	106	32	53	100	39	7,637**
M_3	92	32	42	96	28	13,204**
P^4	100	36	30	104	28	7,574**
M^{1-2}	107	93	48	107	91	0,016**
M^3	77	29	27	81	26	6,229*

On constate en regardant le tableau de l'analyse de variance, que le F dépasse le seuil de signification à .01 pour les molaires inférieures et la prémolaire supérieure ; il atteint le seuil à .05 pour la troisième molaire supérieure et n'est pas significatif pour les autres dents. Lors de l'étude des Cricétidés une comparaison analogue entre *E. aquitanicum* et *E. infralactorense* avait permis de mettre en évidence des différences hautement significatives sur toutes les dents ; nous avions conclu au bien fondé d'une séparation taxinomique entre les deux groupes. Dans le cas présent, il nous paraît difficile de séparer de façon nette les deux populations en s'appuyant seulement sur l'analyse biométrique. Il est seulement permis de dire que, dans l'ensemble, les pièces de Paulhiac sont plus petites que celle de Coderet.

En revanche l'étude morphologique nous montre que l'espèce de Coderet présente encore des structures primitives, héritées du genre *Eomys*. La M_1 possède un postérolophide et, sur les deux premières molaires inférieures, il existe un mésolophide bien développé. Ces formations ont disparu dans l'échantillon de Paulhiac.

L'unique spécimen, à partir duquel fut créé l'espèce *R. schlosseri*, ressemble davantage aux pièces de Paulhiac qu'à celles de Coderet et paraît plus petit qu'elles. Il est difficile de comparer des mensurations prises sur une pièce isolée aux dimensions moyennes obtenues par l'étude d'un matériel important. Cependant, dans le cas d'une distribution normale, 997 ‰ de la population se trouve dans l'aire de la courbe de Gauss comprise entre les points d'abcisse $m - 3s$ et $m + 3s$ (m = moyenne, s = écart-type) ; tout individu situé en dehors de ces limites n'a que peu de chances d'appartenir à cette population.

Les dents jugales de la mandibule de Pyrimont-Challonges sont assez proches par leur taille des plus petits spécimens de Paulhiac ; la P_4 est légèrement plus petite, la M_3 est légèrement plus grande, les deux premières molaires à peu près identiques. En revanche si la M_3 peut s'intégrer parmi les petites formes de Coderet, P_4, M_1 et M_2 restent trop faibles.

Source : MNHN, Paris

	Coderet	Paulhiac	Pyrimont
	m — 3s	m — 3s	
P_4	85,6	85,8	83
M_{1-2}	91,1	88,9	88,5
M_3	80,4	74,6	80

Par sa taille comme par sa morphologie, *R. schlosseri* se rattache donc plutôt aux fossiles de l'Agenais. Il est regrettable toutefois d'être contraint de conserver comme holotype d'une espèce un échantillon aussi peu représentatif et de ce fait difficile à comparer à des formes voisines qui elles, en revanche, sont connues d'après de nombreux individus.

Affinités.

Comme nous l'avons noté au début de ce chapitre, *R. schlosseri* dérive probablement du genre *Eomys*. A certains égards, la forme de Coderet constitue un intermédiaire entre ces deux genres ; l'hypsodontie relative de sa couronne et sa face d'usure plane l'intègrent au genre *Rhodanomys* mais elle conserve certains traits archaïques qui évoquent *Eomys*. Pour certains auteurs, *Rhodanomys* serait à l'origine du genre *Ritteneria* ; une réduction de la taille, accompagnée d'une simplification du dessin occlusal suffirait pour conduire d'un genre à l'autre. Nous examinerons plus loin les arguments qui combattent cette hypothèse.

Genre *RITTENERIA* Stehlin et Schaub 1951.

Rarement signalé depuis cette date, le genre *Ritteneria* fut créé par Stehlin et Schaub en 1951 à partir de matériel provenant de La Chaux près Sainte-Croix (Aquitanien moyen). Nous l'avons retrouvé dans le gisement de Moissac I.

Ritteneria manca Stehlin et Schaub 1951
(Fig. 15).

Ritteneria manca St. et Sch., Baud. et de B. 1968

C'est l'unique espèce attribuée au genre. Elle n'est représentée dans nos collections que par une molaire supérieure seulement et quelques molaires inférieures.

La molaire supérieure montre une structure simplifiée et un contour arrondi. La taille (0,86 × 0,90) reste inférieure à celle des molaires de *Rhodanomys*. Il n'existe ni antérolophe ni mésolophe et la crête longitudinale est à peine ébauchée. De ce fait le sinus interne traverse la couronne jusqu'à la face vestibulaire. Seuls subsistent les anticlinaux correspondants au paralophe, au métalophe et au postérolophe. Entre ces deux dernières crêtes, le quatrième synclinal est peu profond et il semble qu'une

Source : MNHN, Paris

usure modérée soit suffisante pour le faire disparaître. Cette pièce rappelle tout à fait les spécimens de la série-type de l'espèce, en particulier la molaire figurée par Stehlin et Schaub (1951, fig. 190 *c*).

Les molaires inférieures sont également plus petites (0,88 × 0,93) que leurs homologues chez *Rhodanomys*, mais elles arborent une structure identique Il semblerait tout au plus que le mésolophide y soit un peu moins marqué.

Affinités.

Fig. 15. — *Ritteneria manca* — Moissac I :
1. — m^{1-2} g. (Ls, 28).
2. — M_{1-2} g. (Ls. 25).
Toutes les pièces × par 15 environ.

A propos de *Rhodanomys*, nous émettions quelques doutes en ce qui concerne une liaison directe entre ce genre et *Ritteneria*. La différence de taille est relativement importante mais pourrait correspondre à une réduction progressive des dimensions amorcée déjà à Paulhiac. En revanche, la disparition du mésolophe chez *Ritteneria* est plus étonnante. Cette crête, faible chez *Eomys*, se développe dans le genre suivant et une inversion complète et rapide de cette tendance serait nécessaire pour aboutir au genre *Ritteneria*. Or le laps de temps qui sépare les gisements de Paulhiac et Moissac I n'aurait sans doute pas été suffisant pour que ces transformations aient le temps de s'exprimer pleinement. Il nous paraît plus raisonnable de penser que *Ritteneria*, comme *Rhodanomys*, s'enracine auprès des Eomyidés primitifs de l'Oligocène.

Genre *PSEUDOTHERIDOMYS* Schlosser 1926.

Décrit tout d'abord par Schlosser (1884) sous le nom de ? *Theridomys*, ce genre fut créé par le même auteur en 1926. Quelques années plus tard Schaub en donnait la diagnose suivante (*in* Lavocat, 1951) : molaires supérieures à cinq anticlinaux dont le quatrième est transversal, s'insérant un peu en avant du tubercule postéro-interne. Le quatrième synclinal externe est plus long que le troisième. Le mésolophe est un peu instable. Les molaires inférieures rappellent un peu celles de *Theridomys* mais le sinus externe est plus ouvert. Le quatrième anticlinal interne est transversal et s'insère au bras antérieur de l'hypoconide, tandis que chez *Eomys* il est dirigé en arrière et s'insère sur l'hypoconulide.

Pseudotheridomys parvulus Schlosser 1926.
(Fig. 16).

1929 *Pseudotheridomys parvulus* Sch., Viret.
1948 *Pseudotheridomys parvulus* Sch., Richard.
1966 *Pseudotheridomys parvulus* Sch., Thaler.
1968 *Pseudotheridomys parvulus* Sch., Baud. et de B.

Le spécimen-type de cette espèce provient du gisement de Haslach près d'Ulm, gisement qui paraît être situé dans l'Aquitanien moyen. Nous avons trouvé à Laugnac des fragments de machoire et des dents isolées qui nous paraissent devoir être rapportées à la formes de Haslach.

— Les M^{1-2} supérieures (1,07 × 1,11) possèdent cinq anticlinaux bien développés, présentant une certaine tendance à se souder entre eux le long du bord vestibulaire.

— D_4 (1,09 × 0,72) est une dent allongée qui rappelle son homologue chez *Rhodanomys*. Elle s'en distingue cependant par la présence constante des cinq crêtes transversales et surtout par le déve-

Source : MNHN, Paris

loppement du postérolophide qui entraîne la présence d'un quatrième synclinal large et profond.

— P_4 (0,99 × 0,75), resserrée dans sa position antérieure, possède également cinq anticlinaux, les trois premiers et les deux derniers fusionnant quelquefois entre eux le long du bord palatin.

— La structure de la face occlusale des deux premières molaires (1,08 × 0,95) est analogue à celle de P_4, sans constriction toutefois de la portion mésiale. Le premier synclinide est plus étroit et un peu moins profond que les autres et tend à être oblitéré par l'usure. M_3 se reconnaît à sa taille plus faible (0,85 × 0,79) et à la contraction de sa moitié distale.

FIG., 16, — *Pseudotheridomys parvulus* — Laugnac

1. — D_4 g, (Lg. 183).
2. — P_4-m_2 d. (Lg. 6).
3. — M_3 d. (Lg. 196).
4. — M^{1+2} g. (Lg. 177).
5. — M^{1+2} d. (Lg. 180).

Toutes les pièces × 15 env.

DISCUSSION.

Pseudotheridomys parvulus a été signalé seulement dans des gisements aquitaniens appartenant au milieu ou au sommet de l'étage. L'origine exacte de cette espèce est encore inconnue. Le genre existe pourtant dès la fin du Stampien. R. Lavocat (1951) a décrit, sous le nom de *P. schaubi*, une mâchoire inférieure provenant de Cournon ; les liens éventuels de cette forme avec l'espèce aquitanienne demeurent obscurs.

En revanche, il est possible de relier *P. parvulus* à des fossiles plus récents. Selon J. L. Hartenberger (1966) et M. Hugueney et P. Mein (1968), *Ligerimys florancei* Stehlin et Schaub peut être considéré comme son descendant direct. Les principales modifications affectent le mésolophe des molaires supérieures et le premier synclinide des molaires inférieures qui tendent à disparaître. On connaît également un intermédiaire morphologique, l'espèce décrite par R. Dehm (1951) sous le nom d'*Eomys lophidens*. Les auteurs cités font entrer cette espèce dans le genre *Ligerimys*. Or si certains des specimens figurés par R. Dehm entrent parfaitement dans le cadre du genre *Ligerimys*, certains autres (Dehm, 1951, fig. 133) présentent tous les caractères de *Pseudotheridomys*. La transition entre ces genres est encore atténuée si l'on considère les représentants de *P. parvulus* provenant du gisement de Bouzigues. Cette station, légèrement plus récente que Laugnac, s'intercale entre cette dernière et Wintershof-West d'où provient l'holotype d' « *Eomys* » *lophidens*. Les molaires inférieures, avec un antérosynclinide très réduit voire quasiment absent, sont proches de celles attribuées au genre *Ligerimys*. Nous avons pu observer une molaire supérieure sur laquelle le mésolophe avait presqu'entièrement disparu et dont le dessin évoquait tout à fait celui d'une molaire du gisement de Vieux-Collonges

Source : MNHN, Paris

représentée par M. Hugueney et P. Mein (1968, fig. 1) sous le nom de *Ligerimys florancei*. La structure caractéristique de *Ligerimys* s'installe peu à peu chez *Pseudotheridomys* et la frontière qui sépare ces deux genres devient extrêmement floue. A la limite, on peut se demander s'il est utile ou souhaitable de maintenir deux appellations génériques distinctes pour des formes qu'il est impossible de définir de façon absolue.

L'examen des molaires inférieures de Vieux-Collonges (Hugueney et Mein, 1968, fig. 3 et 4) appelle une dernière remarque. Nous avons vu que l'antérosynclinide et par suite l'antérolophide s'estompaient progressivement en passant de *Pseudotheridomys* à *Ligerimys*. De plus, dans tous les cas, le premier synclinal, quel que soit son degré de réduction, est fermé du côté externe sur les dents fraîches et du côté lingual dès la première usure. Ce caractère distingue d'ailleurs assez bien la lignée *Pseudotheridomys-Ligerimys* des autres Eomyidés tels *Eomys*, *Ritteneria* ou *Rhodanomys* chez lesquels l'antérolophide, uni au métalophide par son milieu, reste libre à ses extrémités vestibulaire et palatine. Or, fait curieux, c'est une structure analogue que l'on retrouve sur les molaires inférieures de Vieux-Collonges.

FAMILLE DES ZAPODIDES

Genre *PLESIOSMINTHUS* Viret 1926.

Ces minuscules Rongeurs apparentés au genre *Sicista* actuel, sont connus à l'état fossile en Eurasie et dans le nouveau monde. Le genre fut créé par J. Viret (1925) à partir de matériel provenant du gisement de Coderet (Stampien terminal). Schaub (1930) faisait connaître quelques années plus tard deux nouvelles espèces, *P. myarion*, dont la station-type est Chaveroches (Aquitanien moyen) et *P. promyarion* du Puy de Montdoury et Richenbach tandis que Freudenberg (1948) décrivait *P. bavaricus* du Stampien supérieur de Gaimersheim. Le genre était également signalé en Amérique du Nord tandis que Bohlin le retrouvait dans l'Oligocène du Kansu oriental.

Nous avons découvert le genre *Plesiosminthus* dans deux gisements : Moissac I où existe *P. myarion* et Paulhiac où l'on retrouve une forme voisine de cette espèce.

Plesiosminthus myarion Schaub
(Fig. 17).

Nous avons retrouvé cette espèce dans le gisement de Moissac I. Les restes dentaires que l'on y rencontre ne se différencient pas des pièces types figurées par Schaub.

MENSURATIONS MOYENNES.

	Longueur	Largeur	n		Longueur	Largeur	n
M_1	1,23	0,87	3	M^1	1,10	0,98	6
M_2	1,11	0,91	3	M^2	1,02	0,96	5
M_3	0,98	0,79	3	M^3	0,84	0,93	1

Source : MNHN, Paris

Description.

Molaires inférieures.

M_1, allongée, présente un tubercule antérieur (antéroconide) relié ou non au protoconide par son extrémité vestibulaire ; cette liaison paraît cependant exister sur toutes les dents usées. On note quelquefois la présence d'une petite crête qui joint la partie postérieure médiane de l'antéroconide à la base du protoconide. La crête transverse antérieure est convexe vers l'arrière. La crête longitudinale rejoint vers l'avant la partie postérieure du protocone, taudis que, vers l'arrière, elle aboutit à la crête transverse postérieure, entre hypoconide et entoconide ; chez P. *schaubi* elle semble entrer généralement en contact avec l'hypoconide. Il existe un mésolophide bien développé qui atteint le bord labial de la dent.

M_2 possède un cingulum antérieur bien développé dont la partie vestibulaire s'abaisse vers le collet de la dent ; en son milieu, à partir d'un petit tubercule, se détache une crête transverse antérieure. Cette dernière est fortement convexe vers l'avant, caractère qui paraît moins accentué chez *P. schaubi*.

Fig. 17. — *Plesiosminthus myarion* Moissac I :

1. — M_1 g. (Ls. 29).
2. — M_1 g. (Ls. 30).
3. — M_2 g. (Ls. 36).
4. — M_2 d. (Ls. 37).
5. — M_3 d. (Ls. 48).
6. — M_3 d. (Ls. 49).
7. — M^1 g. (Ls. 40).
8. — M^3 d. (Ls. 44).

Toutes les pièces multipliées par 15 environ.

Le bras postérieur du protoconide est toujours présent mais peut présenter un développement inégal ; parfois rudimentaire, il peut s'allonger jusqu'à atteindre le métaconide formant entre ce dernier et le protoconide une deuxième liaison parallèle à la crête transverse antérieure. Chez *P. schaubi* le bras postérieur du protoconide ne paraît pas exister. Le mésolophide, bien développé, atteint le bord vestibulaire de la dent.

M_3 se distingue nettement de son homologue chez *P. schaubi* par ses crêtes mieux constituées. Elle ressemble à M_2 par le dessin de ses replis d'émail mais sa taille est plus faible, sa partie distale plus réduite, son cingulum antérieur qui n'est pas toujours relié à la crête transverse antérieure ; d'autre part il n'y a jamais, sur les exemplaires que nous avons pu voir, de bras postérieur du protoconide et par suite de double liaison entre ce dernier tubercule et le métaconide ; ce caractère s'observe cependant sur un des spécimens figurés par Schaub. Signalons enfin que le mésolophide peut atteindre ou non le bord interne.

Source : MNHN, Paris

Mâchoire supérieure.

P^4 est représentée par son alvéole sur un échantillon. On peut penser qu'elle ne différait pas des exemplaires connus à Chaveroches et que sa couronne se présentait également sous la forme d'un bouton arrondi.

M^1 ressemble à son homologue chez *P. schaubi*. Comme cette dernière, elle possède cinq anticlinaux. On peut noter toutefois que les tubercules principaux sont, en général, moins bien différenciés, plus « fondus » dans les crêtes transversales.

M^2, plus petite que M^1, est plus resserrée dans sa portion distale. Elle se distingue immédiatement de son homologue chez *P. schaubi* par un sinus interne moins profond et surtout par la présence d'une crête supplémentaire. En effet, alors que, chez *P. schaubi*, protocone et paracone sont unis par la seule crête transverse antérieure, il existe, chez *P. myarion*, une double liaison entre ces tubercules.

Plesiosminthus cf. *myarion* Schaub 1930.
(Fig. 18).

1930 *P. myarion* Schaub, Schaub.
1966 *P. schaubi* Viret, Thaler.

Représentée par quelques dents seulement, cette forme présente un grand intérêt par sa position stratigraphique. Située entre le Stampien terminal de Coderet et l'Aquitanien moyen de Chaveroches ou Moissac 1, certains de ses caractères morphologiques vont nous permettre une tentative d'explication des structures propres à *P. myarion*.

Mensurations.

	Longueur	Largeur	n		Longueur	Largeur	n
M_1	110	82	1				
M_2	107	76	1	M^2	101	89	1
M_3	95	83	1				

Description.

Mâchoire inférieure.

M_1 diffère de son homologue chez *P. myarion* par sa crête longitudinale qui s'insère, vers l'arrière, au niveau de l'hypoconide et non entre ce tubercule et l'entoconide. Un même type de liaison distale de cette crête longitudinale paraît se retrouver chez *P. schaubi*.

M_2 évoque tout à fait *P. myarion*. On y observe un bras postérieur du protoconide assez développé pour rejoindre la base du métaconide. Une telle structure n'a jamais été décrite chez *P. schaubi*.

M_3 se distingue également de *P. schaubi* par une crête transverse postérieure bien marquée. Sur l'unique spécimen que nous possédions, le mésolophide n'arrive pas jusqu'au bord lingual.

Source : MNHN, Paris

Mâchoire supérieure.

Seule la M^2 est représentée dans nos collections. Elle semble, au premier abord, ne correspondre à aucun des types connus. Il n'y a pas de crête transverse antérieure ; par suite le sinus interne traverse la dent en diagonale pour déboucher sur la face vestibulaire. La partie de la crête transverse qui correspond au paracone se trouve en continuité avec la crête longitudinale, tandis que la portion qui correspond au protocone s'intègre dans la crête antérieure. Celle-ci est bordée, sur sa face mésiale, d'une autre crête plus mince ; du côté vestibulaire, elle est séparée du paracone. Ce dernier émet une petite digitation en direction antéro-interne, tandis que le protocone est pourvu d'une formation analogue sur sa face postéro-externe. Ces deux renflements sont insuffisants pour obstruer le sinus interne.

On peut se demander si les différences que nous avons enregistrées entre les pièces provenant de Paulhiac et celles extraites d'autres gisements ne devraient pas justifier une appellation spécifique nouvelle. Nous avons jugé qu'il était préférable d'attendre pour cela, de mettre au jour un matériel plus abondant.

Fig. 18. — *Plesiosminthus* cf. *myarion* — Paulhiac :

6. — M_1 g. (Ph. 1259).
7. — M_2 d. (Ph. 1260).
8. — M_2 g. (Ph. 1261).
9. — M^2 g. (Ph. 1263).

Toutes les pièces multipliées par 15 environ.

Conclusions sur le genre *Plesiosminthus*.

Le genre *Plesiosminthus* semble apparaître presque simultanément dans l'Ancien et le Nouveau Monde. Trois sous-genres ont été définis par Wilson : *P. (Plesiosminthus)* englobe toutes les formes européennes et une espèce d'Amérique du Nord, *P. (Schaubemys)* reconnu seulement en Amérique du Nord et *P. (Parasminthus)* trouvé en Asie Centrale.

Les espèces européennes se disposeraient selon Schaub, en deux lignées distinctes. L'une, partant de *P. promyarion* conduirait à *P. myarion*, l'autre serait réduite à l'unique espèce *P. schaubi*.

A l'appui de cette hypothèse, Schaub faisait remarquer que *P. mayrion* pouvait être considéré comme plus primitif que *P. schaubi* pourtant plus ancien. Ainsi le bras postérieur du protoconide, qui existe sur les M_2 inférieures du premier, fait défaut sur les M_2 du second. Ce type de processus évolutif, qui amène une simplification des structures peut être observé dans certaines lignées de *Cricetodon*. Cependant, pour expliquer le schéma occlusal des molaires de *P. myarion*, il nous a semblé que l'on pourrait faire appel à une hypothèse inverse. Celle-ci supposerait une complication graduelle des molaires à travers le temps. Parallèlement, les tubercules principaux, d'abord bien distincts et de forme arrondie, présenteraient une tendance à se resserrer dans un plan mésio-distal et à se fondre dans les crêtes transversales. Suivant cette hypothèse, la forme européenne la plus primitive pourrait être *P.* « *promyarion* » (au sens de Lavocat 1951) du Stampien supérieur de Cournon ; la première molaire inférieure possède encore la crête longitudinale primitive (Lavocat 1951), un mésolophide rudimentaire et un antimésolophide dirigé vers le protoconide ; la M_2 est simple, sans bras postérieur du protoconide, avec des tubercules globuleux.

L'étape suivante serait réalisée par *P. schaubi* du Stampien terminal de Coderet ; les molaires restent simples, M_3 ne possède pas de crête transverse postérieure mais M_1 a acquis une crête longitudinale secondaire issue de l'antimésolophide.

Source : MNHN, Paris

A un stade plus avancé, on verrait apparaître sur les deuxièmes molaires inférieures le bras postérieur du protoconide dont le développement est susceptible d'amener une liaison double entre protoconide et métaconide ; sur la M_3 inférieure, la crête transverse postérieure est nettement individualisée. Cette structure est déjà réalisée à Paulhiac (Aquitanien inférieur), *a fortiori* à Moissac I et Chaveroches (Aquitanien moyen).

Parmi les molaires supérieures, c'est la M^2 qui nous semble subir les modifications les plus intéressantes. Chez *P. schaubi* cette dent possède cinq crêtes distinctes : une antérieure et une postérieure, deux crêtes transverses et un mésolophe ; toutes sont reliées par une crête longitudinale. Le sinus interne est très profond.

Sur une M^2 provenant de Paulhiac, on constate un aménagement différent de ce schéma. Du fait d'une rupture de la crête transverse antérieure, le sinus interne traverse toute la surface occlusale pour déboucher sur le bord vestibulaire ; la crête antérieure se dédouble et la face postéro-externe du protocone émet un pseudopode en direction de la crête longitudinale.

Sur les M^2 de *P. myarion* le bras postérieur du protocone rejoint la crête longitudinale et la crête antérieure primitive se soude à la face interne du paracone.

Il semble donc qu'une suite de transformations permette de passer du stade *P.* « *promyarion* » (au sens de Lavocat) à *P. myarion*. Il n'est cependant pas prouvé qu'une telle série morphologique corresponde forcément à une série phylétique. Certains indices sembleraient même indiquer le contraire. Ainsi Schaub a décrit, sous le nom de *P. promyarion* deux dents isolées, provenant chacune d'un gisement particulier, dont le degré d'évolution semble se situer assez près de celui de *P. myarion*. Or ces pièces furent extraites d'un niveau un peu plus ancien que celui de Coderet, station type de *P. schaubi*. Deux explications sont possibles devant un tel phénomène. On peut supposer d'une part qu'en Europe il existe, à la fin de l'Oligocène, deux lignées différentes de *Plesiosminthus* ; c'est l'hypothèse choisie par Schaub. D'autre part on peut invoquer l'existence de variations importantes chez les représentants du genre *Plesiosminthus*. Dans ce cas, il ne serait pas impossible qu'au sein d'une population certains individus aient déjà atteint le stade structural qui sera dominant dans les populations plus récentes. A l'appui de cette idée, on peut remarquer qu'à Moissac I, on observe tous les intermédiaires entre les M_3 qui possèdent une double liaison entre proto-et métaconide et celles chez lesquelles le bras postérieur du protoconide est à peine ébauché. De même, en ce qui concerne les espèces d'Amérique du Nord, Wilson constate qu'il est impossible, par suite des variations individuelles, d'établir des diagnoses précises.

Actuellement, la phylogénie du genre *Plesiosminthus* apparaît assez difficile à établir en Europe. On peut penser qu'un matériel plus abondant permettra sans doute de la préciser.

Selon Wilson, le genre *Simimys*, de l'Eocène supérieur de l'Amérique du Nord, pourrait être considéré comme un ancêtre possible du genre *Plesiosminthus*. Cependant. ce dernier genre n'apparaît que dans le Miocène inférieur des États-Unis. Entre les deux il y a donc un décalage stratigraphique important qu'aucun fossile intermédiaire ne vient combler, même de façon partielle. D'autre part l'apparition presque simultanée de *Plesiosminthus* dans l'ancien et le nouveau monde suggérerait plutôt un centre de dispersion situé en Asie. Le genre *Simimys* représenterait dans ce cas un rameau détaché précocement du tronc commun asiatique et ayant migré en Amérique du Nord où il se serait éteint sans postérité. Cette forme présente malgré tout un grand intérêt dans la mesure ou elle précise certaines affinités entre les Zapodidés et les Cricétidés.

En ce qui concerne l'origine des formes actuelles de Zapodidés, le genre *Plesiosminthus* ne paraît jouer qu'un rôle effacé. Il s'éteint en Europe au milieu de l'Aquitanien et ne persiste, en Amérique, que jusqu'au Miocène moyen. C'est encore en Asie que paraît devoir être recherchée la souche des Zapodidés modernes qui se manifestent seulement au Pliocène, avec *Pliozapus*.

FAMILLE DES SCIURIDES

Les « écureuils » sont assez rares dans nos gisements aquitains. Les quelques pièces que nous avons pu réunir, à Paulhiac et à Moissac I, doivent être rapportées à deux espèces, *Heteroxerus paulhia-*

Source : MNHN, Paris

censis Black et *H. lavocati* Hugueney. L. Thaler (1966) signale la présence à Laugnac de « *Sciurus* » *giganteus* Freudenberg, mais nous n'avons pu examiner les pièces sur lesquelles reposait cette détermination.

Genre *HETEROXERUS* Stehlin et Schaub 1951.

Le genre *Heteroxerus* rassemble des écureuils terrestres voisins du genre *Xerus* actuel et connus seulement à l'état fossile. Ce genre, d'après C. Black, semble plonger ses racines dans des formes de la fin du Stampien. Il se prolonge, dans l'état actuel de nos connaissances, jusqu'au Pontien.

Heteroxerus paulhiacensis Black 1965.

1965 *Heteroxerus paulhiacensis* Black p.p.

Les spécimens de la série-type de *Heteroxerus paulhiacensis* proviennent du gisement de Paulhiac et sont conservés au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle. Nos propres recherches nous ont permis de récolter un certain nombre de dents isolés appartenant à cette forme.

Selon C. Black, l'espèce est la plus petite du genre. Elle se distingue par la présence d'un hypocone réduit sur les deux premières molaires supérieures, par un métalophe allongé et réuni au protocone, un métalophide faible, un ectolophide bas, un hypoconulide réduit, la présence fréquente d'une crête entre entoconide et hypoconulide et l'absence de mésoconide.

Une forme affine de *H. paulhiacensis* se retrouve à Moissac I où elle est représentée par une quatrième molaire lactéale supérieure. L'espèce a également été signalée dans le gisement de Coderet.

Heteroxerus lavocati Hugueney 1969.

1965 *Heteroxerus paulhiacensis* Black p.p.

Parmi les dents jugales figurées par C. Black, certaines (1965, fig. 1 d et 1 e) se distinguent par leur forte taille. Elles appartiennent à une espèce différente, *Heteroxerus lavocati* Hugueney. Outre ses dimensions supérieures, cette forme se reconnaît à l'allongement relatif des troisièmes molaires et à quelques détails structuraux relevés par M. Hugueney sur les premières et deuxièmes molaires.

A la mâchoire inférieure, les tubercules sont plus massifs, la cuvette du trigonide moins creusée, l'entoconide fort, et l'ectolophide réduit.

A la mâchoire supérieure, le cingulum antérieur est plus bas et le métaconule ovale et non arrondi.

H. lavocati pourrait être considéré comme l'ancêtre de *H. vireti*, du Burdigalien de Wintershof-West.

FAMILLE DES CASTORIDÉS

Genre *STENEOFIBER* Geoffroy 1833.

Steneofiber eseri (Meyer) 1846.

1913 *Steneofiber viviacensis* Gervais, Vasseur.
1929 *Steneofiber eseri* (Meyer), Viret.
1948 *Steneofiber eseri* (Meyer), Richard.

Source : MNHN, Paris

Le genre *Steneofiber* arrive en Europe en compagnie des premiers immigrants de la faune oligocène. Il est signalé par X. Misonne (1957) en Belgique, dans le gisement de Hoogbutsel (Tongrien), et par Schaub (1958) en Angleterre, dans les « Hampstead beds » de l'île de Wight. Il semble qu'une seule lignée se développe pendant l'Oligocène. Elle est marquée par une augmentation graduelle de la taille et de la hauteur du fût des dents jugales.

Dans la dernière partie du Stampien et dans l'Aquitanien, on ne reconnaît qu'une seule espèce, *Steneofiber eseri* Meyer. En s'appuyant sur des critères de dimensions, R. Lavocat (1951) a cru devoir distinguer deux sous-espèces, *S. eseri antiquus*, à la fois la plus petite et la plus ancienne, et, *S. eseri eseri*, de taille plus forte et cantonnée seulement dans l'Aquitanien. C'est cette dernière que nous avons retrouvée dans les gisements de Moissac I et Laugnac.

Le genre *Steneofiber* est assez abondant dans le bassin de Saint-Gérand-le-Puy, la taille des spécimens y semble assez variable. La longueur de la série dentaire inférieure (P_4-M_3) oscille entre 16 et 21 mm.

A Moissac, l'unique exemplaire que nous possédions, une mandibule portant P_4-M_2 et l'alvéole de M_3, correspond à une rangée dentaire longue de 18 mm. Ces dimensions sont proches de la moyenne observée à Saint-Gérand, ce qui ne saurait nous surprendre, le gisement de Moissac I étant situé entre les deux termes extrêmes de l'Aquitanien et les gîtes de Saint-Gérand étant de façon classique attribués à l'Aquitanien moyen.

Les pièces de Laugnac sont un peu plus grandes, la longueur de la rangée dentaire inférieure varie de 19 à 22 mm. Certains exemplaires dépassent donc les plus grands spécimens de Saint-Gérand. Aucun n'arrive cependant aux chiffres atteints par les *Steneofiber* du Burdigalien de l'Orléanais ; Mayet signale en effet que les mesures correspondantes s'échelonnent de 25 à 28 mm chez *S. depereti* du gisement d'Artenay.

Il apparaît donc que le genre *Steneofiber* constitue un bon marqueur d'un point de vue chronologique. La taille moyenne des *Steneofiber* d'un gisement donné nous indique la place qu'occupe ce gisement dans la stratigraphie.

Remarque.

La biologie des Castors actuels est liée à un certain type de milieu aquatique. Bons nageurs, ces animaux vivent au bord des cours d'eau, des lacs ou des étangs dans lesquels ils construisent parfois leur habitat. Le squelette appendiculaire de la forme fossile *Steneofiber* montre que cette dernière devait mener le même genre de vie. Sa présence à Moissac est tout à fait normale ; la molasse est considérée comme un sédiment d'origine fluviatile, déposé par les cours d'eau qui traversaient l'Aquitaine. *Steneofiber* se trouvait donc là dans son biotope d'élection. Il semble également que le gisement de Laugnac se soit déposé dans un milieu aquatique. La présence de *Steneofiber* tendrait à le confirmer. En revanche, l'absence du genre dans le riche gisement de Paulhiac ne saurait être attribuée au hasard. Aucune des couches, aux faciès pourtant divers, n'a livré le moindre reste de *Steneofiber*. On peut penser que le gisement s'est formé dans des conditions qui entraînaient un biotope défavorable à ces animaux.

Source : MNHN, Paris

ORDRE DES CARNIVORES

FAMILLE DES URSIDÉS

Genre *CEPHALOGALE* Jourdan 1862.

Le genre *Cephalogale* apparaît pour la première fois au milieu de l'Oligocène. Il est encore absent à Ronzon (Sannoisien) et dans les gisements situés au même niveau ; on le connaît, en revanche, dans le Stampien déjà élevé de Cournon, La Mine des Rois ou Romagnat. Il est alors représenté par des formes d'assez grande taille, pourvues de certains caractères spécialisés. Les Phosphorites du Quercy ont fournis de nombreux spécimens de taille plus petite, présentant des traits plus primitifs. Il est actuellement impossible d'assigner un âge précis aux fossiles extraits au siècle dernier des poches à phosphates. Cependant, les premiers restes de *Cephalogale* peuvent être datés, indirectement, du début de l'époque stampienne.

Cephalogale se distingue des autres carnassiers oligocènes par l'impression d'équilibre qui se dégage de sa denture. La répartition des fonctions coupante et broyeuse se fait de façon harmonieuse et la morphologie dentaire de *Cephalogale* (surtout en ce qui concerne la mâchoire inférieure) évoque celle des Canidés actuels. Teilhard de Chardin (1915) écrivait, à propos des espèces du Quercy, « il faut un examen *très attentif* pour distinguer d'un maxillaire de Renard le maxillaire que je viens de décrire (et que je rapporte à une variété nouvelle, *Cephalogale minor* var. *vulpina* ; les exemplaires n'en sont pas rares) ».

Comme les chiens, *Cephalogale* n'a conservé que deux tuberculeuses supérieures. Celles-ci présentent une tendance à s'allonger, surtout dans leur portion interne, et à prendre une forme quadrangulaire. La carnassière supérieure est robuste et possède un talon antéro-interne (deutérocone) très important.

Le trigonide de la carnassière inférieure est largement étalé, son métaconide relativement réduit ; le talonide diffère de celui des carnassières de chien par la présence de deux crêtes allongées au lieu des tubercules (hypoconide et entoconide) qui existent chez ces Canidés. Sur la deuxième molaire inférieure, l'importance du métaconide, toujours plus élevé que le protoconide, révèle les affinités « cynodontoïdes » du genre *Cephalogale*. Ajoutons que l'aspect allongé, mais sans excès, de la denture et la hauteur modérée du trigonide de la carnassière confèrent aux *Cephalogale* une note d'élégance qui ne se rencontre pas chez les chiens.

Le genre fut créé par Jourdan pour des spécimens (fragment de crâne, mandibule et ossements des membres) provenant du gisement de Billy (Allier). La mort surprit cet auteur avant qu'il ait pu achever le travail qu'il préparait sur les Mammifères de la Limagne bourbonnaise. C'est à Filhol (1879) que nous devons la publication des résultats de l'œuvre de Jourdan. Ce dernier voulait rappeler, par le nom de *Cephalogale*, « la ressemblance qu'avait par son crâne le carnassier découvert à Billy avec certains mustélins ». A côté des pièces de Jourdan, attribuées à l'espèce *geoffroyi*, Filhol (1882) retrouvait le genre *Cephalogale* parmi les fossiles des Phosphorites du Quercy.

Lors de sa révision des Carnivores tertiaires, Schlosser (1887) restituait au genre *Cephalogale* certaines formes considérées jusqu'alors comme des *Canis*, mais il rattachait également à ce genre des

Source : MNHN, Paris

pièces appartenant en fait au genre *Pachycynodon*. Enfin, diverses espèces du genre *Cephalogale* furent signalées par la suite à La Milloque (Helbing, 1928), Saint-Gérand-le-Puy et Romagnat (Viret, 1929), La Mine des Rois (Lavocat, 1951) et Ginestous (Kuss, 1962).

Un aperçu général sur le genre était donné par G. de Beaumont (1965) ; l'auteur apportait des précisions intéressantes concernant la structure du crâne, mais l'enchaînement des diverses espèces n'était pas abordé dans cette étude.

Depuis les travaux de Teilhard de Chardin (1915), on admet que le genre *Cephalogale* dérive, plus ou moins directement, du genre *Amphicynodon*. « La plus grosse différence entre les deux formes, — la seule différence doit-on dire —, celle qui marque le saut caractéristique de l'apparition d'un nouveau genre, c'est la différence de grandeur de M_1 ; chez le *Cynodon* (= *Amphicynodon*), cette dent est encore petite, et les tubercules du trigonide sont groupés en triangle ; sur le *Cephalogale*, au contraire, on voit déjà se dessiner une robuste carnassière de chien ». Teilhard remarquait également que la connection entre les deux genres, effacée lorsque l'on considère les *Cephalogale* de grande taille, apparaît avec une grande netteté si l'on envisage les petites formes.

Le genre *Cephalogale* disparaît au-delà de l'Aquitanien. Dans les formations postérieures il est, semble-t-il, relayé par les genres *Hemicyon* et *Plithocyon*. Ceux-ci arborent, en les exagérant, les caractéristiques du genre aquitanion. Les prémolaires sont extrêmement réduites, les molaires à la fois allongées et dilatées ; l'allure morphologique de ces carnassiers présente certaines affinités avec celle des ours actuels. D'autre part il paraît probable que les Ursinés, c'est-à-dire les ours au sens strict, s'enracinent également auprès du genre *Cephalogale*.

Cephalogale ursinus nov. sp.
(Pl. 1, fig. 1-4 et Pl. 2, fig. 1).

Holotype : fragment de mandibule gauche portant P_2-M_2 en excellent état.

Localité : Paulhiac (Lot-et-Garonne).

Niveau : Aquitanien inférieur.

Origine du nom : allusion à la morphologie des prémolaires qui évoquent celles des ours.

Diagnose : *Cephalogale* de taille assez grande, aux prémolaires courtes et épaisses. Carnassière et première tuberculeuse inférieures de type évolué (M_1 avec métaconide réduit et rejeté très loin en arrière, et pourvue d'un talonide allongé ; M_2 longue et dépourvue de paraconide).

Description.

Denture inférieure.

— P_1 ne possède qu'une racine, la couronne est petite, globuleuse et dissymétrique ; la portion distale occupe presque tout le volume de la dent. Les autres prémolaires sont courtes, assez basses et massives. De larges diastèmes les séparent les unes des autres. Comme P_1, toutes sont dissymétriques, mais les différences de proportions, entre les faces distale et mésiale des couronnes, s'atténuent régulièrement en allant vers P_4. Une légère carène, surtout marquée sur la face distale, parcourt la couronne des prémolaires en suivant à peu près le plan sagittal ; sur la face distale de P_4, elle est interrompue, à mi-hauteur, par un petit tubercule accessoire. Le cingulum discret, qui souligne la base des couronnes, s'épaissit légèrement en arrière de la quatrième prémolaire et forme un minuscule talonide.

— La carnassière présente une allure élégante, avec un trigonide largement disjoint et un talonide allongé. Le métaconide, réduit, est repoussé sur la face postéro-interne du protoconide ; il apparaît nettement sur une vue externe de la dent. Le talonide est creux. Il comprend un hypoconide fort, allongé et tranchant, et un entoconide réduit à une crête basse qui continue la face postérieure du métaconide et court sur le bord interne pour aller rejoindre l'hypoconide. Il y a une légère dépression

Source : MNHN, Paris

sur cette crête avant son contact avec le tubercule externe. On peut observer quelques rudiments de cingulum sur la face vestibulaire de la dent.

— M_2 possède une couronne longue au relief émoussé. Le paraconide a disparu, remplacé par une petite crête qui passe le long du bord mésial en délimitant une cuvette antérieure peu profonde. Le métaconide est un peu plus important que le protoconide ; c'est là un caractère révélateur de l'origine « amphicynodontoïde » du genre *Cephalogale*. Les deux tubercules se trouvent côte à côte et sont unis par une crête transversale. Chacun d'eux présente une carène sur sa face distale ; celle du protoconide vient buter contre l'hypoconide, celle du métaconide est prolongée, sans solution de continuité, par la crête entoconidienne. Le talonide répète ce qui existe sur M_1.

— M_3 est un petit bouton arrondi, pourvu d'une seule racine. La couronne présente une crête basse qui fait le tour de la dent et sur laquelle un léger épaississement peut être interprété comme un vestige du protoconide. Cette crête délimite une cuvette centrale de laquelle émerge un tout petit tubercule conique qui semble correspondre au métaconide.

Denture supérieure.

— P^4, la carnassière supérieure, est courte et robuste. Le tubercule interne (deutérocone) est bien développé, large et à peu près plat. Un cingulum, à peine visible du côté vestibulaire, mieux marqué du côté interne, entoure la base de la couronne ; on ne distingue pas de tubercule parastylaire. La cuspide principale (amphicone) est munie d'une carène antérieure qui se termine sur le cingulum ; une autre crête, à peine indiquée, joint le sommet de l'amphicone à la partie la plus antérieure du deutérocone.

— M^1 présente un profil occlusal très ramassé. Le paracone est légèrement plus fort que le métacone. Le protocone, bas et situé très en avant, émet un bras antérieur peu marqué qui longe la face mésiale du paracone avant de se fondre dans le cingulum. Le métaconule est plus bas que le protocone mais presque aussi volumineux. Un bourrelet cingulaire entoure complètement la couronne ; dans l'angle mésio-vestibulaire, il forme un rudiment de parastyle, et, dans la portion postéro-interne, il s'épaissit fortement pour constituer un hypocone.

— M^2, plus petite, est réduite dans sa portion postéro-externe, où l'on note la faiblesse du métacone. Le parastyle est un peu mieux marqué que sur M^1. Le bourrelet cingulaire interne atteint un développement relativement plus grand mais il ne se trouve pas repoussé très en arrière.,

Relations de Cephalogale ursinus.

1 — *Relations avec Cephalogale gracile.*

Le spécimen, sur lequel repose l'espèce *Cephalogale gracile*, est une mâchoire inférieure de la collection Croizet, portant P_4-M_2 et conservée au Muséum National d'Histoire Naturelle. Cette pièce a été figurée par Blainville (Ostéographie, *Canis*, pl. XIII) sous le nom de *Canis issiodorensis*. L'auteur la décrivait ainsi : « ce morceau de mandibule indique évidemment quelque chose de différent de celui qui a été attribué au *Canis brevirostris*, par sa forme plus mince, plus élevée et moins courbée ». Cette pièce provient de Saint-Gérand-le-Puy, elle concordait, dans l'esprit de Croizet et de Blainville, avec un fragment de maxillaire, exhumé de la Montagne de Perrier, figuré dans la même planche également sous le nom de *Canis issiodorensis*. En fait ce maxillaire appartenait au *Canis (Nyctereutes) megamastoides*, espèce villafranchienne. Pomel rangea le fragment de mandibule dans le genre *Amphicyon*, sous le nom d'*A. gracile* (1846), puis (1853) d'*A. brevirostris*, le museau étant effectivement très court pour un *Amphicyon*. Dans sa révision des Vertébrés fossiles de Saint-Gérand, Filhol décrivait une nouvelle espèce, *C. minor*, et rapportait d'autres spécimens à une forme d'Auvergne, figurée par Blainville sous le nom de *Canis brevirostris*. Quelques années après (1882), Filhol pensait retrouver l'espèce *C. minor* dans les Phosphorites du Quercy et figurait, sous ce nom, trois mandibules de *Cephalogale*.

Schlosser (1887) a été victime de cette même confusion entre les pièces de Saint-Gérand et celles

Source : MNHN, Paris

du Quercy. Il divise ces dernières en trois catégories en s'appuyant sur des critères de dimensions. Il distribue ensuite les spécimens de l'Allier dans les lots de moyenne et grande taille. En outre, il rassemble en une seule espèce, *Cephalogale brevirostris*, les fossiles figurée par Blainville sous le nom de *Canis brevirostris* et *Canis issiodorensis*.

Il fallut attendre la révision des Mammifères de la Limagne bourbonnaise (Viret, 1929) pour voir enfin la situation se clarifier. L'auteur montre tout d'abord, qu'il n'y a aucune raison de séparer les *Cephalogale* de taille moyenne de Saint-Gérand en deux espèces distinctes. Le critère invoqué par Filhol, à savoir une différence de hauteur de la branche horizontale de la mandibule, ne pouvant être retenu. Les dentures sont en effet identiques sur les deux formes. J. Viret propose alors de choisir le nom de *Cephalogale gracile* Pomel pour cette espèce. Nous sommes également de cet avis. En effet, le terme *issiodorensis* semblerait devoir être préféré pour des raisons de priorité, mais ce vocable s'applique d'abord au fragment de maxillaire appartenant à *Nyctereutes megamastoides* et ensuite à la mandibule associée de façon arbitraire. Il serait donc inopportun de le retenir. Il n'a, en plus, jamais été utilisé depuis sa création et peut être considéré comme « nomen oblitum ». L'holotype de cette espèce reste la mandibule figurée par Blainville.

Il ne faut pas confondre, comme le fait Filhol, *Cephalogale gracile* avec *C. brevirostris*. Cette dernière espèce possède des caractères bien particuliers qui la distinguent des formes de Saint-Gérand. D'ailleurs Pomel, contrairement à ce que pensait Filhol, n'envisageait pas du tout de regrouper son « *Amphicyon* » *brevirostris* avec *Cephalogale brevirostris*. Il rattachait ce dernier au genre *Canis* et le rapprochait des chiens viverrins (1853, p. 68) sous le nom de *Canis (Nyctereutes) brevirostris*.

Enfin, il faut bien distinguer aussi *Cephalogale gracile* des *Cephalogale* des Phosphorites du Quercy. Ceux-ci se séparent nettement des espèces de l'Aquitanien par la présence, sur leur denture, de nombreux traits primitifs. Dans la mesure où l'appellation *minor* ne peut être appliquée aux formes de Saint-Gérand pour des raisons de priorité, elle peut, et, pour une question d'usage, nous pensons qu'elle doit, être réservée aux *Cephalogale* du Quercy représentés par Filhol (1882, pl. V). Nous proposons d'élire comme lectotype de cette espèce, la mandibule de la figure 4, actuellement conservée au Muséum de Paris (Phosp. du Quercy, 1903-20).

La morphologie générale des carnassières et des tuberculeuses inférieures ne semble guère différer chez les deux espèces *gracile* et *ursinus*. Nous avons affaire dans les deux cas à des formes de type évolué possédant des caractères analogues. Il est alors possible de se demander s'il était bien utile de créer une nouvelle espèce. On constate tout d'abord que les fossiles de Paulhiac affichent des dimensions un peu plus élevées. Si nous considérons l'accroissement régulier de la taille des *Cephalogale* pendant l'Oligocène, il est surprenant de constater que les formes de Saint-Gérand, plus récentes, sont les plus petites ; la différence devrait exister, mais en sens inverse. Mais, la distinction, qui nous semble la plus importante, repose sur la morphologie des prémolaires. Elles sont, nous l'avons vu, à la fois réduites et globuleuses chez *C. ursinus*, tandis qu'elles sont plus allongées et présentent une allure plus tranchante chez *C. gracile*. Si l'on porte sur un graphique (fig. 19) la largeur de la P_4 par rapport à sa longueur, les lots provenant de Paulhiac et Saint-Gérand sont bien délimités. En outre, comme nous le verrons plus loin, il semble que *C. ursinus* dérive d'une souche particulière et se place sur un rameau indépendant de celui de *C. gracile*.

2 — *Relations avec Cephalogale brevirostris.*

Nous trouvons la première référence à cette espèce dans l'Ostéographie de Blainville (Canis, pl. XIII). Mais sous ce même nom étaient figurés un fragment de maxillaire et une hémi-mandibule extraits de deux gisements différents. La mandibule provenait de Cournon ; c'est sur elle qu'était fondée la diagnose de *C. brevirostris* et nous la retiendrons comme lectotype de l'espèce. Le maxillaire, trouvé à Gergovie, n'appartient peut-être pas à la même espèce ; il est difficile, chez les *Cephalogale*, d'attribuer avec certitude les dents de la mâchoire supérieure. Nous ne tiendrons pas compte de cette pièce.

Pour Blainville, « le morceau de mandibule, remarquable par sa brièveté, d'où M. Croizet a tiré le nom de l'espèce, l'est également par sa forme en bateau et la courbure de son bord inférieur, ce qui

Source : MNHN, Paris

l'éloigne de la partie correspondante chez le crabier. En effet, on ne peut pas supposer que comme dans cette espèce il y eut une sorte de coude à l'origine de ce bord, qui d'ailleurs chez celui-ci est tout à fait droit jusqu'à la symphyse. Sans cela la forme des dents, autant qu'on peut en juger d'après l'usure, leur rapprochement déterminé par la brièveté de la mandibule, rappellerait de même assez bien le *Canis cancrivorus* ».

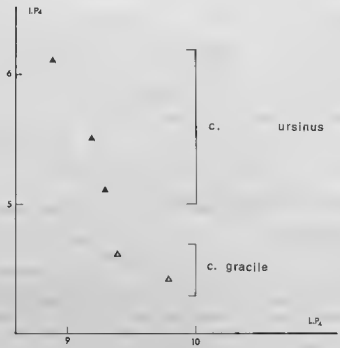


FIG. 19 — Répartition des P_4 inférieures de *Cephalogale gracile* et *Cephalogale ursinus* en fonction de leur taille.

C'est également au genre *Canis* que Pomel rapporte cette pièce. Il la rapprochait des chiens viverrins du genre *Nyctereutes*. Pour le naturaliste auvergnat, *Canis brevirostris* était une espèce « à peu près de même taille, ayant beaucoup d'analogie avec la précédente (*Nyctereutes megamastoides*) dans les proportions de ses dents carnassières et tuberculeuses, celles-ci étant encore un peu plus fortes à proportion... Les tuberculeuses inférieures n'ont pas de créneles à la crête qui borde la couronne... les avant-molaires sont très petites, très serrées les unes sur les autres, et l'os mandibulaire ne présente pas cette dilatation si remarquable de la crête massétérienne, ce qui l'éloigne un peu de *Nyctereutes* ». Pomel ne confondait absolument pas, comme le fit plus tard Filhol, cette espèce avec son « *Amphicyon* » *brevirostris* (= *Cephalogale gracile*) dont il donnait une diagnose particulière.

Le premier caractère que l'on perçoit sur cette mâchoire est, comme le souligne Pomel, la réduction des prémolaires, petites et serrées les unes contre les autres. On note également leur aspect massif et globuleux. La carnassière est assez évoluée, si on la compare aux formes du Quercy. Le métaconide y est cependant un peu moins réduit et repoussé en arrière que sur les carnassières des espèces aquitaniennes. M_2 est dépourvue de paraconide. La morphologie des prémolaires rappelle de façon frappante celle que nous avons observée chez *Cephalogale ursinus*, où elles sont encore un peu plus réduites et séparées par des diastèmes plus larges. L'espèce de Cournon doit, à notre avis, être considérée comme l'ancêtre de celle de Paulhiac (fig. 20).

Source : MNHN, Paris

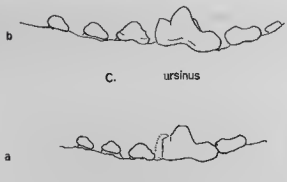


Fig. 20. — Lignée de *Cephalogale ursinus*. (Gr. nat.).

Cephalogale ginesticus Kuss 1962.
(Pl. 1, fig. 5 et Pl. 2, fig. 2-5).
1965 *Cephalogale aff. geoffroyi* Jourdan, de Beaumont.

L'espèce *Cephalogale ginesticus* a été créée à partir d'un fragment de mandibule et d'une canine inférieure (et non supérieure comme le pensait S. Kuss) provenant de la tuilerie de Ginestous (Haute-Garonne). Nous avons déjà eu l'occasion d'évoquer (1969) le niveau géologique de ce gisement. Pour G. Astre (1933), il se placerait dans le Stampien moyen ; cette opinion repose sur des considérations tirées, non pas de l'étude de la faune, mais de l'altitude des couches fossilifères. Or nous avons montré que la station de Dieupentale, datée de la fin du Stampien par la présence de *Microbunodon minimum*, ne se trouvait que 5 m. au dessus de celle de Ginestous. Nous ne pensons pas qu'une telle différence de hauteur puisse être considérée comme significative, entre des gisements distants l'un de l'autre d'une vingtaine de kilomètres. Ce serait oublier l'anarchie qui préside au régime de sédimentation molassique dont dépendent les deux gisements, ainsi que le pendage éventuel des couches. La découverte à Paulhiac de *Cephalogale ginesticus*, nous amène à rajeunir encore le gîte de la tuilerie de Ginestous, et à le placer dans l'Aquitanien inférieur.

Cephalogale ginesticus est représenté à Paulhiac par plusieurs mandibules ou fragments de mandibules. Nous lui avons attribué également un fragment de maxillaire portant P^2-M^2.

Description.

Mâchoire inférieure.

La mandibule, allongée, présente son maximum d'épaisseur au niveau du trigonide de M_1. Elle s'amincit vers l'avant. Elle évoque assez bien une mâchoire de Chien, mais elle est plus robuste et la fosse d'insertion du masseter est plus large et un peu moins profonde.

— La canine présente un cachet « ursoïde ». La racine est légèrement renflée et la couronne, large au niveau du collet, s'effile rapidement, quoique avec moins de netteté que chez les ours. La face distale est convexe, alors que la face mésiale présente une large surface à peine bombée entre les carènes antérieure et postérieure ; cette dernière ne montre pas trace de crénelures. Cette canine rappelle celle de *Plithocyon* (Ginsburg, 1961, fig. 27) ; elle en diffère par sa taille plus faible et sa gracilité plus grande. En outre, la carène mésiale se trouve plus proche de la face vestibulaire.

— Les prémolaires sont simples et égrénées le long de la mandibule ; les tubercules accessoires, s'ils existent, sont à peine indiqués sur la face distale de P_3 et P_4. P_1 ne possède qu'une seule racine.

Source : MNHN, Paris

Sa couronne, basse et allongée, est presqu'uniquement constituée par la face distale, la portion antérieure est quasi inexistante. Chez *Plithocyon*, la réduction de la première prémolaire paraît moins avancée.

P_{2-3-4} sont plus hautes et moins déjetées vers l'avant, P_4 est presque symétrique. Leur face vestibulaire est plus convexe que la face palatine. Le bourrelet cingulaire, bien discret sur P_2 et P_3, apparaît avec un peu plus de netteté sur la portion distale de P_4. En vue occlusale, toutes ces dents présentent un contour élargi en arrière.

— La carnassière est très allongée. Un cingulum modeste souligne la base de la face vestibulaire. Le métaconide est repoussé très loin en arrière, un peu plus, peut être, que chez *Cephalogale gracile*. Le talonide possède un hypoconide puissant et resserré transversalement, tandis qu'une crête entoconidienne limite, vers l'intérieur, et ferme, vers l'arrière, la vallée centrale. On ne remarque jamais les petites boursouflures, les tubercules secondaires, que J. Viret signale chez *Cephalogale depereti*.

Sur M_2, le métaconide est plus élevé et aussi volumineux que le protoconide. Ces deux tubercules sont pyramidaux ; une crête mousse, interrompue dans sa partie médiane par un sillon, les réunit. Il existe, entre eux une autre liaison, par l'intermédiaire d'une crête basse qui passe le long du bord mésial de la dent en délimitant une petite cuvette antérieure ; dans la portion mésiolinguale de cette crête, un léger renflement peut être interprété comme un reliquat du paraconide. Le talonide est semblable à celui de M_1.

M_3, uniradiculée, possède une couronne arrondie au relief émoussé. Une crête basse, sur laquelle une petite éminence marque l'emplacement du métaconide, fait le tour de la face occlusale. Elle est parfois interrompue, sur la face distale, par une dépression au milieu de laquelle s'élève un minuscule tubercule conique.

Mâchoire supérieure.

— La canine supérieure est beaucoup moins arquée que l'inférieure.

— P^2 et P^3 possèdent deux racines. Leur couronne est basse et déjetée vers l'avant. La face vestibulaire est plus bombée que la face interne, qui montre même une légère dépression dans sa portion antérieure.

— La carnassière ne diffère pas, sinon par sa taille plus forte, de celle de *Cephalogale gracile*. Notons toutefois que le large tubercule antéro-interne (deutérocone) y est légèrement évidé.

— M^1 est trapue. Le métacone atteint un développement à peine inférieur à celui du paracone. Le métaconule est allongé et volumineux. Le cingulum interne, très important, forme un hypocone situé plus loin vers l'arrière que chez *C. ursinus*.

M^2 montre les mêmes éléments que M^1 mais dans une disposition un peu différente. Paracone et métacone sont resserrés l'un contre l'autre. Sur les dents fraîches, un léger sillon permet de distinguer le protocone du métaconule. L'hypocone est situé très en arrière et contribue à donner à la dent un contour réniforme. Un exemplaire de cette dent (Ph. 362, pl. 2, fig. 3) atteint de fortes dimensions et laisse supposer l'existence de spécimens de *Cephalogale ginesticus* de très grande taille.

C'est à l'espèce que nous venons de décrire qu'il faut attribuer les deux molaires supérieures de Paulhiac figurées par C. de Beaumont (1965, fig. 22) sous le nom de *Cephalogale aff. geoffroyi*.

Relations de Cephalogale ginesticus.

La seule forme aquitanienne, à laquelle nous puissions comparer *Cephalogale ginesticus*, provient de Saint-Gérand-le-Puy, il s'agit de *Cephalogale depereti* Viret. La taille est sensiblement la même dans les deux espèces ; la longueur de la carnassière inférieure oscille entre 21 et 23 mm chez la seconde, entre 20 et 22 chez la première. Le degré d'évolution de ces carnassières est à peu près identique. Dans les deux cas, le trigonide est largement disjoint, avec un métaconide réduit et rejeté loin en arrière, et le talonide important. La deuxième molaire inférieure présente aussi une morphologie semblable

Source : MNHN, Paris

dans les deux cas. La différence essentielle entre les deux espèces réside dans l'allure de leurs prémolaires : courtes, simples et épaisses chez *C. ginesticus*, elles sont au contraire allongées, compliquées et minces chez *C. depereti*. La denture de cette dernière espèce, par son aspect plus tranchant, dénote un mode de vie moins « ursoïde que celui de *C. ginesticus*.

La lignée qui conduit jusqu'à *Cephalogale ginesticus*, se manifeste à la fin du Stampien, par une forme décrite par Filhol (1879) sous le nom de *C. geoffroyi* Jourdan et provenant du gisement de Billy. On retrouve, sur les prémolaires inférieures de ce *Cephalogale*, les caractères que nous avons déjà mis en évidence chez *C. ginesticus*. Mais cette fois, les dents sont plus serrées les unes contre les autres, la carnassière possède un trigonide moins étalé et la M_2 est relativement plus courte. La taille est inférieure à celle des formes de Paulhiac. Dans un niveau voisin, un peu plus ancien, nous connaissons un autre jalon de cette lignée. Il s'agit de *Cephalogale gergoviensis*, décrit par J. Viret (1929) d'après une mandibule provenant du gisement de Romagnat. La morphologie de cette pièce est voisine de celle de *Cephalogale geoffroyi* ; certaines différences de détail ont cependant incité J. Viret à créer pour elle une espèce nouvelle. « Elle est d'autre part plus petite que le type de *Cephalogale geoffroyi*, avec des prémolaires simples, serrées et un peu moins réduites. La carnassière y est un peu moins prépondérante... je pense que cette mutation n'est pas loin d'avoir une valeur spécifique... ». En tout état de cause, l'écart ne semble pas très important entre ces deux formes.

Nous rattachons à *Cephalogale gergoviensis-geoffroyi* une mandibule, provenant de la Mine des Rois, décrite par P. Lavocat (1951). Il ne saurait être question de rattacher cette pièce à *C. brevirostris* ; chez ce dernier les prémolaires sont plus basses et plus réduites, alors que celles du spécimen de la Mine des Rois rappellent tout à fait les prémolaires de *C. gergoviensis*. Il est vrai que l'auteur ne semble pas avoir saisi les différences qui séparent cette dernière espèce de *C. brevirostris*, puisqu'il les rassemble sous un même nom spécifique.

Parmi le matériel provenant des Phosphorites du Quercy, Munier-Chalmas a décrit, sous les nom de *Canis filholi*, une mâchoire inférieure figurée plus tard par Filhol (1877, fig. 123-124) qui la rapprochait des *Cynodictis*. Schlosser (1887) rattachait cette pièce au genre *Cephalogale*. Pour G. de Beaumont (1965), *C. filholi* pourrait être un *Cynodictis* ou un homonyme de *Cephalogale minor*. La deuxième hypothèse mériterait à la rigueur d'être envisagée, mais le rattachement au genre *Cynodictis* nous semble dénué de tout fondement. Si l'on examine attentivement cette pièce, on ne peut manquer d'être frappé par la ressemblance des prémolaires avec celles qui caractérisent la lignée *C. geoffroyi-C. ginesticus*. On retrouve dans les deux cas la même simplicité du profil de ces dents. Des traits archaïques se retrouvent sur la carnassière, dont le métaconide est encore relativement important et proche du paraconide, et dont le talonide conserve des proportions modestes. La deuxième molaire montre aussi une trace très nette du paraconide. *Cephalogale filholi* semble réunir tous les caractères que l'on s'attendrait à rencontrer chez la forme ancestrale de *Cephalogale ginesticus*. Aussi nous n'hésitons pas à placer cette espèce à l'origine des grands *Cephalogale* de Paulhiac. En plus du specimen-type figuré par Filhol, nous attribuons à *C. filholi* la mandibule décrite par G. de Beaumont (1965, fig. 19) sous le nom de *Cephalogale* sp. I des Phosphorites du Quercy.

En résumé, les principales modifications, qui affectent ce rameau de *Cephalogale*, concernent la taille, qui augmente régulièrement, le trigonide de la carnassière inférieure, qui s'étire au fur et à mesure que le métaconide se réduit, et les proportions relatives de la deuxième molaire, qui augmentent en même temps que la dent perd son paraconide. Tout au long du rameau, les prémolaires décroissent en taille relative ; d'abord serrées les unes contre les autres, elles sont ensuite séparées par de larges diastèmes. Cependant elles conservent toujours leur physionomie caractéristique (fig. 21).

Lignée de Cephalogale depereti.

Avant d'arriver à une vue générale de l'évolution du genre *Cephalogale* pendant l'Oligocène, il nous faut envisager un dernier groupe d'espèces. La forme la plus récente de ce groupe, *Cephalogale depereti*, est à peu près contemporaine de nos espèces agenaises. Elle a été signalée pour la première fois par J. Viret (1929) dans le bassin de Saint-Gérand-le-Puy. C'est une espèce de forte taille ; la

Source : MNHN, Paris

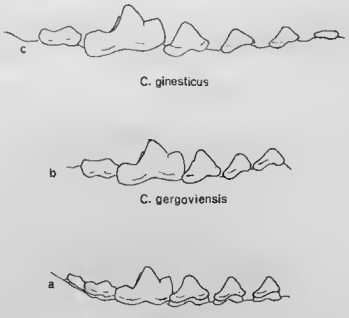


FIG. 21. — Lignée de *Cephalogale ginesticus*. (Gr. nat.).

carnassière inférieure atteint de 21 à 23 mm. Les molaires inférieures présentent le même degré d'évolution que celle de *C. ginesticus*. Le métaconide de M_1 est réduit et se trouve repoussé très loin en arrière ; le talonide se singularise quelque peu par la présence éventuelle de petites boursouflures sur la crête entoconidienne. La deuxième molaire a perdu son paraconide. Mais nous avons vu que la principale distinction entre les deux espèces résidait dans la morphologie des prémolaires. Celles de *Cephalogale depereti* sont allongées, basses, minces et tranchantes ; elles possèdent un fort denticule postérieur (deutéroconide). La base des couronnes est marquée par un fort bourrelet cingulaire qui se redresse aux extrémités mésiale et distale.

Les mêmes caractères se retrouvent chez *Cephalogale bonali*, exhumé du Stampien supérieur de La Milloque. L'espèce stampienne, de taille plus modeste, présente également des traits un peu plus primitifs.

Un autre jalon, dans cette lignée, est constitué par un fragment de mandibule, provenant de Cournon, cité par R. Lavocat (1951) sous le nom de *C. aff. bonali*. Comme les mâchoires examinées ci-dessus, cette pièce présente une P_4 allongée et munie d'un cingulum important. La carnassière est plus courte que celle de *C. bonali* et son trigonide moins étalé.

Il est possible, pensons-nous, de chercher les racines de ces grands *Cephalogale* parmi les formes du Quercy. La pièce que nous avons désignée comme lectotype de *Cephalogale minor* présente également des prémolaires allongées, denticulées et munies d'un fort bourrelet cingulaire. Les dimensions de ce spécimen le situent parmi les formes du Quercy de taille moyenne. Les mêmes traits distinctifs se retrouvent, un peu effacés, sur des mandibules de petite taille. En revanche, on trouve dans le Quercy des *Cephalogale* de dimensions plus élevées (« grösste form » de Schlosser) chez lesquels ces caractères apparaissent de façon plus nette. Donc, dans le Quercy, ces traits caractéristiques faibles chez les petites formes, s'accentuent lorsque la taille des individus augmente. Tout laisse penser qu'il s'agit là d'une évolution le long d'un même rameau, les échantillons les plus petits étant aussi les plus anciens. Une telle dérive évolutive a pu conduire jusqu'à *Cephalogale bonali* et *C. depereti*.

Dans le Quercy, la morphologie de la carnassière inférieure ne varie pas ou assez peu. Dès que l'on considère les formes plus récentes, on voit apparaître les traits que nous avons appelés « évolués ». Avant que ces caractères puissent se manifester, il semble qu'il faille attendre que la taille de l'animal ait atteint un seuil critique. Ces modifications n'affectent que les grandes espèces (fig. 22).

Source : MNHN, Paris

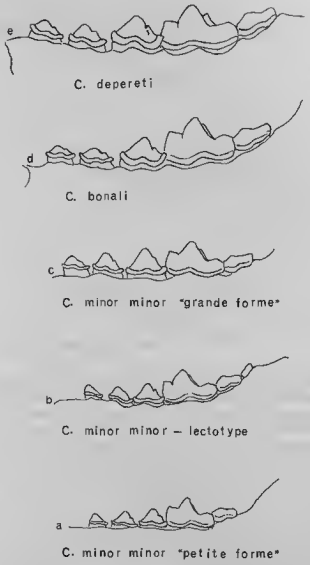


Fig. 22. — Lignée de *Cephalogale depereti*. (Gr. nat.).

ÉTUDE BIOMÉTRIQUE DU CENTRE CEPHALOGALE

Les nombreuses mandibules provenant des Phosphorites du Quercy constituent un ensemble difficile à séparer. Nous avons pu cependant y voir trois formes différentes. Nous avons déjà cité deux d'entre elles, *C. filholi* et *C. minor*, forme typique. On peut en ajouter une troisième, distinguée par Teilhard de Chardin ; elle possède des prémolaires denticulées, un peu plus hautes et piquantes que celles de *C. minor* (forme typique), qui rappellent les prémolaires des renards. Teilhard a créé pour elle la variété (que nous considérons comme une sous-espèce) *vulpina*. Les formes typiques doivent constituer alors un groupe particulier sous le nom de *C. minor minor* nov. s. sp. Les critères utilisés pour effectuer ce choix découlent de la morphologie des prémolaires. Les molaires demeurent, chez toutes

Source : MNHN, Paris

ces formes d'une homogénéité remarquable. Sur les espèces plus récentes, nous avons constaté que se produisaient des modifications qui affectaient les dimensions relatives des diverses dents de la mâchoire, essentiellement de la quatrième prémolaire, de la carnassière et de la deuxième molaire. Nous pouvons comparer, à ce sujet, les formes du Quercy à celles extraites d'horizons plus récents.

Modifications des rapports entre P_4 et M_2 (fig. 23).

Le diagramme de dispersion, concernant les variations de longueur de la quatrième prémolaire par rapport à celles de la deuxième molaire, montre que ces deux dents varient avec une grande régularité dans les gisements des Phosphorites du Quercy. Les spécimens qui possèdent une prémolaire longue, possèdent également une longue M_2. Il y a une bonne corrélation entre ces deux grandeurs (coefficient de corrélation = 0,8). On remarque aussi que P_4 est toujours plus grande que M_2 selon un rapport qui, dans l'ensemble, demeure constant.

Les espèces de la lignée de *Cephalogale depereti*, bien que plus grandes, se placent dans l'alignement exact des formes du Quercy. Les rapports de taille entre P_4 et M_2 restent les mêmes. En ce qui concerne ces rapports, *Cephalogale depereti* n'est que l'aboutissement d'un processus évolutif amorcé déjà au niveau des Phosphorites du Quercy. Cette conclusion rejoint celle que nous avions énoncée à partir de l'étude morphologique des mandibules.

Cephalogale filholi, forme que nous considérons comme la souche de la lignée qui aboutit à *C. ginesticus*, ne se distingue pas des autres espèces du Quercy. En revanche, dès le niveau du Stampien supérieur) *Cephalogale geoffroyi-gergoviensis*) une croissance accélérée de la deuxième molaire inférieure

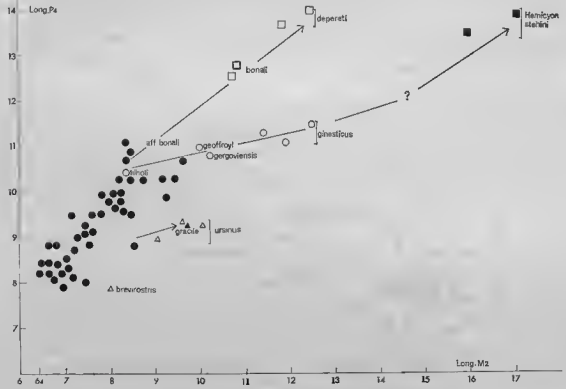


Fig. 23. — Répartition des différentes espèces de *Cephalogale* en fonction de la longueur de la P_4 et de la M_2 inférieures.

Source : MNHN, Paris

détache ce rameau du type ancestral. Un spécimen appartenant à ce phylum reste cependant mélangé au groupe de *Cephalogale minor*. C'est la mandibule provenant de la Mine des Rois, que nous avons rapprochée de *Cephalogale geoffroyi-gergoviensis* sur la foi de ses caractères morphologiques. Nous verrons plus loin, qu'il suffit d'introduire dans le diagramme une variable supplémentaire, en l'occurence la longueur de la carnassière, pour préciser les affinités de cette pièce.

Enfin, il semble que la lignée *Cephalogale brevirostris-Cephalogale ursinus* soit individualisée de bonne heure. *C. brevirostris*, espèce de petite taille, est déjà nettement dégagée de *Cephalogale minor*. Notons aussi que *C. gracile* se place, sur le diagramme de dispersion, à côté des mandibules de Paulhiac que nous avons attribuées à *C. ursinus*.

Variations de M_1 par rapport a P_4 et M_2 (fig. 24)

Si nous établissons un diagramme de dispersion en portant en abscisses la longueur de la carnassière et en ordonnées la valeur du rapport M_2/P_4, il est possible de préciser certains caractères relatifs aux lignées que nous avons définies.

Chez les espèces des Phosphorites du Quercy, les modifications du rapport M_2/P_4 ne sont absolument pas liées à l'accroissement de taille de la carnassière. Un simple regard sur le diagramme de dispersion montre qu'il n'existe aucune corrélation entre les deux variables. Le coefficient de corrélation est proche de 0.

Dans le rameau qui aboutit à *Cephalogale ursinus*, le rapport M_2/P_4 augmente très rapidement en fonction de la longueur de la carnassière. Les caractères « ursoïdes » de ce petit groupe (réduction des prémolaires et allongement de la deuxième molaire) s'accentuent donc très vite. Comme sur le dia-

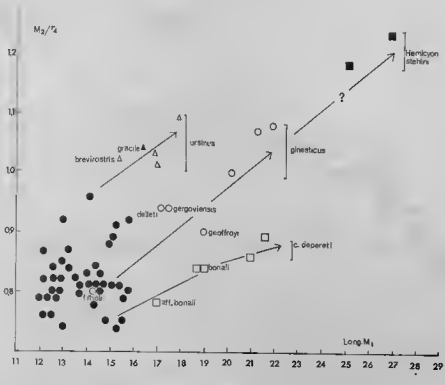


Fig. 24. — Répartition des différentes espèces de *Cephalogale* en fonction de la longueur de la carnassière et du rapport M_2P_4.

Source : MNHN, Paris

gramme précédent, *C. gracile* se regroupe avec les formes de Paulhiac. Notons, en outre, que certains spécimens des Phosphorites du Quercy paraissent engagés dans la voie de la réduction des prémolaires.

La croissance de M_2 est également rapide dans la lignée de *C. ginesticus*. Remarquons que, sur ce schéma, le *Cephalogale* de la Mine des Rois (« *dalleti* ») se distingue bien des formes du Quercy, par la valeur élevée du rapport M_2/P_4, mais surtout par l'allongement relatif de sa carnassière. Nous voyons ici l'importance de cette dent. Nous sommes en présence, lors de la différenciation des principales lignées de *Cephalogale*, d'un phénomène semblable à celui qui marquait le détachement de ce genre à partir du groupe d'*Amphicynodon*.

On observe aussi une augmentation du rapport M_2/P_4 dans la série qui se termine avec *Cephalogale depereti*. Ceci indique, comme pour les autres lignées, un accroissement relatif de la deuxième molaire, ce qui n'apparaissait pas dans le premier diagramme. Ce phylum se distingue cependant des deux autres par un taux relatif d'accroissement de la M_2 nettement plus faible. Remarquons également que *C.* aff. *bonali* de Cournon, qui sur le diagramme précédent n'émergeait pas des *Cephalogale* du Quercy, se détache avec netteté. Comme pour *C. gergoviensis* de la Mine des Roys (« *dalleti* »), la croissance de la carnassière le distingue des formes plus archaïques.

CONCLUSIONS SUR LE GENRE CEPHALOGALE

En résumé, il semble que nous puissions distinguer deux phases différentes dans l'histoire du genre *Cephalogale*.

— La première se situe au début de l'étage de Stampien, alors que se déposaient encore les argiles phosphatées du Quercy. Le genre, qui vient à peine d'éclore à partir du genre *Amphicynodon*, présente une structure très homogène. La morphologie des prémolaires a permis cependant de distinguer trois groupes différents dans cet ensemble. L'un d'eux, pauvrement représenté, correspond à l'espèce *C. filholi*. Les deux autres sont constitués par les sous-espèces (*vulpina* et *minor*) de *Cephalogale minor*. Pendant un certain laps de temps, l'évolution des *Cephalogale* paraît s'être cantonnée dans une croissance régulière avec, pour une lignée (celle qui se terminera avec *Cephalogale depereti*), l'accentuation de certains caractères morphologiques.

— A partir du Stampien supérieur, nous voyons se manifester d'autres phénomènes. L'augmentation de taille s'effectue de manière allométrique, certaines dents croissent plus vite que d'autres. L'aspect des prémolaires permet de distinguer l'ébauche des différents rameaux dès le niveau des Phosphorites du Quercy, mais, à partir de cette deuxième phase, les changements de proportions dans la série dentaire accentuent l'écart entre les lignées de *Cephalogale*. Ces changements affectent surtout la carnassière et la deuxième molaire inférieures. Ils sont suivis, sur la carnassière, de l'étalement du trigonide et de la réduction du métaconide.

Descendance du genre Cephalogale.

Depuis longtemps déjà, on a remarqué les affinités que présente le genre *Cephalogale*, avec les Hémicyoninés du Miocène. On retrouve dans les deux cas la même allure générale de la denture. Les espèces d'Hémicyoninés miocènes sont cependant plus massives, plus boursouflées ; elles reprennent en quelque sorte les caractères des *Cephalogale*, mais en les caricaturant. Parmi les différents rameaux de *Cephalogale* que nous avons examinés, on peut se demander quels sont ceux qui seraient susceptibles d'être à l'origine des espèces du Burdigalien et du Vindobonien.

Dans cette recherche, *Cephalogale depereti* doit, à notre avis, être écarté. Les prémolaires allongées et tranchantes de l'espèce aquitanienne ne paraissent pas se trouver sur la voie qui doit conduire aux formes massives des étages suivants.

Source : MNHN, Paris

La réduction des prémolaires est plus avancée chez *Cephalogale ursinus* que chez les espèces du Miocène moyen. Il est bien improbable que ces dernières puissent en dériver.

En revanche, *Cephalogale ginesticus* pourrait correspondre à la forme cherchée. La simplicité et la robustesse de ses prémolaires, ainsi que la longueur de sa deuxième molaire inférieure, sont des caractères que l'on peut s'attendre à rencontrer chez un ancêtre des *Hemicyon*. Un épaississement un peu plus marqué de la denture suffirait à conduire d'une forme à l'autre. Nous avons porté, sur les diagrammes de dispersion des figures 23 et 24, les points correspondant à des mesures prises sur deux mandibules appartenant à une espèce du Vindobonien, *Hemicyon stehlini*. Sur les deux diagrammes, ces points se placent dans le prolongement de ceux qui caractérisent la lignée de *Cephalogale ginesticus*. Ceci nous indique que les coefficients d'allométrie sont semblables dans les deux groupes et ne s'opposent pas, bien au contraire, à une filiation éventuelle. En ce qui concerne la mâchoire supérieure, les molaires de *Cephalogale ginesticus* se rapprochent beaucoup de celles des *Hemicyon*.

Ici encore l'étude biométrique et l'utilisation de procédés graphiques apportent une belle confirmation des hypothèses suggérées par l'observation morphologique. D'un point de vue méthodologique, nous pensons que les deux démarches sont complémentaires. Ainsi, dans le cas particulier du genre *Cephalogale*, on pourrait, au moyen de mensurations et de schémas, mettre en évidence les liens existant avec le genre *Hemicyon*. Mais l'analyse de l'anatomie dentaire permet de discerner certaines différences impossibles à quantifier, telles l'émoussé des tubercules, les petites boursouflures du talonide ou l'évasé de certaines dépressions qui caractérisent la denture des *Hemicyon*.

L'origine du genre *Ursavus*, premier ursiné connu, apparaît avec moins de netteté. Ses caractères morphologiques laissent supposer une parenté avec le genre *Cephalogale*. Mais les *Cephalogale* de l'Aquitanien que nous connaissons présentent tous une taille supérieure à celle des *Ursavus* les plus anciens et ne peuvent donc être considérés comme des ancêtres possibles pour ceux-là. Ajoutons aussi que les traits ursoïdes, déjà bien imprimés chez le genre *Ursavus* au niveau du Burdigalien, accentuent le hiatus entre lui et les *Cephalogale* que nous venons d'examiner.

FAMILLE DES AMPHICYONIDÉS

Si la plupart des familles actuelles de Carnivores fissipèdes sont déjà représentées au niveau de l'Aquitanien, rien, dans la faune moderne, ne perpétue le souvenir de la famille des Amphicyonidés et ne laisse deviner la place importante qu'elle occupait dans les faunes oligocènes et miocènes.

Si l'on veut bien excepter quelques formes plus ou moins aberrantes qui, bien que placées quelquefois à côté des *Amphicyon*, nous semblent de position systématique incertaine, cette famille apparaît en Europe au début de l'Oligocène. Son origine doit être recherchée au voisinage des formes Cynodictoïdes connues dans l'Eocène supérieur. Selon Teilhard de Chardin (1915), « par sa carnassière haute, et où le métaconide est à peine en retrait sur le protoconide, par le dessin primitif de M_2, *Amphicyon* a une dentition inférieure de *Cynodictis*... ». Nous avons montré (1969) que, malgré cette communauté de souche, les *Amphicyon* ne devaient pas être rangés dans la famille des Canidés. D'un autre côté, certains traits de la structure du crâne les rapprochent des Ursidés ; mais il s'agit là d'un phénomène de parallélisme à l'intérieur de la super-famille des *Canoidea*. A notre avis, les *Amphicyon* doivent être regroupés dans une famille particulière, celle des Amphicyonidés.

Ce sont des animaux de taille moyenne ou grande. La diversité de leur morphologie dentaire dénote une gamme étendue d'adaptation. Certains types se rapprochent assez bien de nos chiens actuels, d'autres rappellent le genre *Cuon*, les ours ou même les félins. Il est possible de rencontrer quelques uns de ces caractères divers à l'intérieur d'une même espèce.

Nous avons séparé les Amphicyonidés en deux sous-familles, celles des Amphicyoninés et des Haplocyoninés. Nous développerons plus loin les raisons qui ont guidé notre choix. Un troisième groupe celui des Thaumastocyoninés, est parfois rattaché aux deux précédents qui sont seuls représentés dans nos gisements de l'Agenais.

Source : MNHN, Paris

SOUS-FAMILLE DES HAPLOCYONINÉS

Cette sous-famille rassemble des carnassiers qui par certains côtés sont plus proches des chiens que des *Amphicyon* véritables. Leur denture semble dériver de celle que l'on connaît dans le genre *Cynodictis*. C'est aussi le cas des Canidés et des Amphicyonidés au sens strict. On est en droit de se demander à laquelle de ces deux familles doivent être rattachées les *Haplocyon*. Il faut avouer que les documents que nous connaissons ne permettent pas de résoudre ce problème de façon définitive. Certains caractères, la formule dentaire par exemple, rapprochent les *Haplocyon* et les Canidés et peuvent inciter à ranger les deux groupes dans une même famille. Cependant l'histoire des Canidés semble s'être déroulée, à ses débuts, en Amérique du Nord. Dès l'aube de l'Oligocène le genre *Pseudocynodictis* est engagé dans la voie qui conduit vers les formes modernes ; à sa suite, fleurissent en Amérique du Nord un certain nombre de lignées qui restent indépendantes des formes européennes. Il nous semble plus rationnel de regrouper les Haplocyoninés, connus seulement en Europe, avec les Amphicyoninés dont le berceau se situe sur le même continent. Il resterait, bien sûr, une troisième solution qui consisterait à ériger le groupe des *Haplocyon* en une famille particulière. Actuellement cela ne nous paraît pas souhaitable car on occulterait ainsi la dictotomie d'ordre géographique entre les lignées d'Europe et d'Amérique du Nord.

Les Haplocyoninés se reconnaissent à leurs prémolaires bautes et piquantes, ainsi qu'à leur carnassière inférieure au trigonide élevé et au talonide tranchant. Les tuberculeuses inférieures présentent aussi une allure coupante. La carnassière supérieure, d'aspect plus ou moins trapu, possède toujours un robuste talon interne. Comme chez les Canidés, il n'existe que deux molaires supérieures.

Cette sous-famille se manifeste à nos yeux pour la première fois par le genre *Pseudamphicyon*, du Sannoisien d'Eselsberg près d'Ulm. Quelques-uns des principaux caractères du groupe sont déjà imprimés sur cette forme. G. de Beaumont (1961) a signalé une mandibule d'Haplocyoniné, provenant des Phosphorites du Quercy, dans laquelle on peut reconnaître les traits essentiels du genre *Haplocyon*. Ce dernier est connu par des restes du Stampien et de l'Aquitanien. Le genre *Haplocyonoides* semble constituer la forme terminale de cet ensemble ; on l'a signalé depuis l'Aquitanien supérieur de Hessler jusqu'à l'Helvetien et, peut être, le Pontien.

Genre *HAPLOCYON* Schlosser 1901.

Le genre *Haplocyon* est particulièrement abondant dans le gisement de Paulhiac. Il rassemble des Haplocyoninés de taille moyenne caractérisés par des molaires supérieures dont les portions externe et interne sont élargies, tandis qu'une constriction mésio-distale resserre la partie moyenne de la couronne.

Ce genre fut créé par Schlosser (1901) à propos d'un fragment de mandibule portant P_3-P_4 représenté par Filhol (1879, pl. 12, fig. 1 et 2) sous le nom d'*Amphicyon crucians*. Schlosser attribuait fort justement à la même espèce deux molaires supérieures (Filhol, 1879, pl. 11, fig. 5 à 8) et une carnassière inférieure (Filhol. 1879, pl. 18, fig. 4 et 5) figurées respectivement sous les noms d'*Amphicyon lemanensis* et *Amphicyon incertus*. Toutes ces pièces provenaient de Saint-Gérand-le-Puy. Helbing (1928) retrouvait le genre *Haplocyon* à La Milloque et G. de Beaumont (1961) signalait sa présence dans le gisement de Paulhiac. Dans une note consacrée à l'évolution de ce genre (1966) nous montrions qu'il était possible d'y distinguer deux lignées indépendantes entre lesquelles nous proposions des coupures sub-génériques. Le sous-genre *Parhaplocyon* ne comprend qu'une seule espèce qui se perpétue sans changements du Stampien à l'Aquitanien moyen. Pendant la même période, le sous-genre *Haplocyon* évolue vers l'acquisition d'une denture plus tranchante et se trouve peut être à l'origine du genre *Haplocyonoides*.

Source : MNHN, Paris

Haplocyon (Parhaplocyon) elegans de Bonis 1966.
(Pl. 3).

1961 *Daphoenidae* gen. et sp. ind., de Beaumont.
1966 *H. (Parhaplocyon) elegans* nov. sp., de Bonis.

H. (Parhaplocyon) elegans est une espèce de la taille du chacal ou du loup d'Abyssinie, dont elle possède le museau allongé. Elle conserve de nombreux traits primitifs qui la rapprochent des *Cynodictis* de grande taille ou des Amphicyonidés archaïques comme *Pseudocyonopsis*. L'holotype de l'espèce est une mâchoire inférieure gauche, provenant de Saint-Gérand-le-Puy, figurée par J. Viret (1929, pl. 8, fig. 1) sous le nom d'*Haplocyon crucians* et conservée au Muséum de Paris. Nous avons montré (1966) que l'on devait rattacher à cette forme, en plus de nombreux spécimens de Paulhiac, certaines des pièces représentées par Helbing (1928) sous le nom d'*Haplocyon dombroskii*. Une deuxième molaire supérieure, conservée à la Faculté des Sciences de Marseille, semble attester la présence de cette espèce à Laugnac.

Description.

Mâchoire inférieure.

La branche horizontale de la mandibule est étroite et allongée. Elle présente son maximum de hauteur à l'aplomb de M_2. On remarque un seul foramen mentonnier situé au niveau de la racine antérieure de P_3. L'apophyse coronoïde est élevée. Sur la face externe, la fosse d'insertion du masséter est peu profonde.

— La canine possède une longue racine et une couronne fortement incurvée. La crête interne, peu saillante, se trouve un peu en avant de la partie médiane. La carène postérieure ne présente pas de crénelures.

— Les prémolaires, minces et élancées, sont très caractéristiques. Une fine carène, surtout marquée sur la face distale, parcourt les bords antérieur et postérieur des couronnes. P_1, réduite, est déjetée vers l'avant. Contrairement aux prémolaires suivantes, qui sont biradiculées, elle possède une racine unique. P_2 et P_3 sont simples, hautes, sans tubercules accessoires. Leur couronne est plus symétrique que celle de P_1. P_4 présente un tubercule accessoire postérieur (deutéroconide) haut placé, en arrière duquel la couronne se retrousse pour former un petit talonide. Les prémolaires sont séparées les unes des autres par de larges diastèmes.

— La longueur de la carnassière oscille entre 15 et 17 mm. Le trigonide offre une allure primitive avec des cuspides bien groupées, un protoconide étroit et élancé et un paraconide fortement oblique par rapport au plan sagittal. Le métaconide, bien développé, a une forme conique ; il apparaît en arrière du protoconide sur une vue vestibulaire de la dent et, vers l'avant, sa base vient au contact du paraconide. L'hypoconide est allongé et tranchant, flanqué, du côté lingual, par un rebord incliné vers l'intérieur qui représente l'entoconide. Sur la face labiale, un léger bourrelet cingulaire souligne la base de la couronne.

M_2 reproduit fidèlement le schéma qui existe sur M_1. Le protoconide, pyramidal, est le tubercule principal. Le paraconide est encore nettement visible dans l'angle antéro-interne de la dent. Le métaconide est situé un peu en retrait du protoconide. L'hypoconide est tranchant et placé dans la portion labiale du talonide ; comme sur M_1, il est bordé d'un entoconide bas, réduit et déversé vers l'intérieur.

M_3 possède deux racines. Sur la couronne on ne peut distinguer les trois pointes du trigonide. Le protoconide est saillant ; de son sommet se détachent deux crêtes dirigées l'une vers l'angle antéro-interne, l'autre vers la partie moyenne de la face palatine. L'hypoconide est allongé et tranchant ; sa face vestibulaire est abrupte mais la face labiale se déverse doucement vers l'angle postéro-interne, le long duquel un léger renflement représente l'entoconide.

Source : MNHN, Paris

Mâchoire supérieure.

Deux fragments de maxillaire portant des dents en connexion permettent une connaissance complète de la denture supérieure.

La taille des incisives croît de I^1 vers I^3. Les deux premières possèdent des racines aplaties dans le sens mésio-distal et des couronnes simples, étroites, convexes sur la face vestibulaire et creusées sur la face linguale. I^3 est nettement plus grande. Sa couronne pointue et recourbée présente une allure caniniforme. La face linguale montre une dépression dissymétrique, plus accusée vers la portion distale, limitée par deux carènes mésiale et distale.

La canine présente une courbure accentuée, moindre cependant qu'à la mâchoire inférieure. La crête interne est peu marquée et située très en avant, la carène postérieure est faible.

Les premières prémolaires sont simples et élancées. P^1 et P^2 sont déjetées vers l'avant mais P^3 est presque symétrique. Toutes les trois possèdent des carènes bien marquées le long des faces mésiale et distale.

La carnassière est pourvue d'un robuste talon interne. Un cingulum plus ou moins épais ceinture la couronne ; il s'épaissit légèrement dans l'angle antéro-externe, sans toutefois constituer une parastyle. Une légère carène orne la face mésiale de l'amphicone.

Les molaires sont concaves dans le sens vestibulo-lingual.

M^1 présente un contour légèrement asymétrique ; le bord antérieur est oblique par rapport au plan sagittal et le postérieur sensiblement normal à ce plan. Le paracone est un peu plus important que le métacone. La partie moyenne de la couronne présente un rétrécissement moins accentué que celui qui existe sur les M^1 d'*Haplocyon crucians*. Le cingulum s'épaissit dans l'angle postéro-externe et surtout dans l'angle antéro-externe mais il ne constitue pas de véritables styles ; du côté lingual il s'épanouit en un large bourrelet semi-circulaire qui entoure le protocone. Ce dernier est pyramidal ; de son sommet se détache une crête antérieure faible qui rejoint le cingulum à la bauteur de la face interne du paracone et une crête, à peine marquée, qui se dirige vers l'arrière puis vers l'extérieur avant de se confondre avec le cingulum. Sur les dents fraîches, il est possible de distinguer sur cette dernière crête, un petit renflement qui pourrait représenter le métaconule.

M^2, plus petite, est étirée transversalement. Le métacone y est extrêmement réduit et l'angle postéro-externe effacé. Le pincement médian de la couronne est ici à peine sensible. La crête postérieure n'apparaît pas, même sur les dents fraîches.

Haplocyon (Haplocyon) crucians (Filhol) 1879.
(Pl. 4, fig. 1-4).

1961. *Haplocyon* cf. *dombroskyi* Helbing. de Beaumont.
1966 *Haplocyon (Haplocyon) crucians* Filhol. de Bonis.

Haplocyon crucians est une forme plus robuste que la précédente ; la longueur de la carnassière inférieure varie de 19,5 à 22,7 mm. L'holotype de l'espèce est un fragment de mâchoire inférieure, portant P_3-P_4, conservé au Muséum de Paris. Cette pièce a été figurée par Filhol (1879, pl. 12, fig. 1 et 2) sous le nom d'*Amphicyon crucians*, puis par J. Viret (1929, pl. 8, fig. 2). Schlosser (1901) remarqua que cette mandibule se distinguait de façon très nette de celle des *Amphicyon* par l'allure grêle et élancée des prémolaires et proposa pour elle le nom générique d'*Haplocyon*. Comme nous le notions au début de ce chapitre, il rattachait fort justement à *H. crucians* deux molaires supérieures décrites par Filhol (1879, pl. 11, fig. 5 à 8) comme appartenant à « *Amphicyon* » *lemanensis*, et une première molaire inférieure signalée par Pomel (1853) et figurée par Filhol (1879, pl. 18, fig. 4 et 5) sous le nom d'*Amphicyon incertus*. Toutes ces pièces provenaient de Saint Gérand-le Puy.

Selon Pomel, « *Amphicyon* » *incertus* était « caractérisé par une seule carnassière inférieure, qui a la même taille et la même épaisseur que celle de la précédente espèce *(Cynelos lemanensis)* ; mais elle en diffère par son talon qui, au lieu d'être cupuliforme, verse tout à fait en dedans comme chez

Source : MNHN, Paris

les *Martes* et est plutôt convexe que plat. En outre la base porte des bourrelets bien marqués dont il n'y a pas traces chez les précédentes ». Selon les règles de priorité, c'est le nom donné par Pomel qui aurait dû être retenu pour le carnassier de la Limagne. Mais l'appellation spécifique *incertus* n'a jamais été utilisée depuis Filhol et doit être considérée comme « nomen oblitum ». L'usage a consacré le nom d'*Haplocyon crucians*.

Le matériel provenant de Paulhiac contient des dents trouvées en connexion qui permettent de confirmer les rapprochements proposés par Schlosser. Il nous donne aussi l'occasion de décrire la canine et la deuxième molaire inférieures ainsi qu'incisives, canine et prémolaires supérieures jusqu'alors inconnues.

Description.

Mâchoire inférieure.

La canine inférieure se distingue de celle de *H. elegans* par sa taille plus forte, sa courbure plus faible et le développement plus important de la couronne par rapport à la racine. La carène postérieure est mieux marquée, et la côte mésiale se situe un peu plus en retrait.

Les prémolaires, exception faite de la taille, sont assez proches dans les deux formes. Notons cependant que sur P_4, le tubercule accessoire est plus volumineux et situé plus bas, ce qui réduit la portion réservée au talonide.

Le métaconide de la carnassière, nettement séparé du paraconide, est réduit à un petit tubercule accolé à la partie postéro-interne du protoconide. L'hypoconide, fort et tranchant, occupe presque une position médiane dans le talonide. La présence de l'entoconide ne se manifeste que par un bourrelet lingual qui ne se détache pas davantage que le cingulum vestibulaire. Sur la carnassière de Saint-Gérand le Puy figurée par Filhol, le métaconide est encore plus réduit et l'hypoconide plus médian.

La deuxième molaire se distingue de son homologue chez *H. elegans* par la prépondérance mieux marquée du protoconide par rapport aux deux autres cuspides du trigonide. L'hypoconide est bien développé et l'entoconide plus effacé que chez *H. elegans*.

Mâchoire supérieure.

Nous avons attribué à *H. crucians* une troisième incisive supérieure et une canine qui se différencient assez bien de celles des Amphicyonidés contemporains.

I_3 est moins recourbée que chez *H. elegans* et possède une couronne plus dissymétrique. La carène mésio-linguale est très marquée, contrairement à la carène distale, plus modeste.

La canine est également moins arquée que celle de *H. elegans*. La couronne,très effilée, s'incurve légèrement vers l'intérieur. La carène linguale est très nette et la crête mésiale se trouve repoussée très en avant. Cette dent présente de grandes analogies avec la canine supérieure d'*Haplocyonoides mordax*.

La carnassière supérieure ressemble à celle d'*Haplocyon elegans*, mais elle est plus massive.

M^1 rappelle également beaucoup son homologue chez *H. elegans*. Toutefois le rétrécissement médian de la couronne est plus accusé et le cingulum s'étale plus largement autour du protocone. Le développement du paracone détermine un angle antéro-externe très saillant.

Genre *HAPLOCYONOPSIS* nov. gen.

Espèce type — *Haplocyonopsis crassidens* nov. sp.
Origine du nom — Sa ressemblance avec *Haplocyon*.
Diagnose — Haplocyonin de grande taille. Les molaires supérieures diffèrent de celles du g. *Haplocyon* par un moindre développement du cingulum interne. La denture est massive.

Source : MNHN, Paris

Haplocyonopsis crassidens nov. sp.
(Pl. 5 et pl. 6, fig. 1-3).

Holotype — Fragment de crâne écrasé portant I^2-M^2 du côté droit, I^3-P^1 et P^4-M^2 du côté gauche, accompagné de fragments de mandibule portant I_3-C du côté droit et P_3-M_3 du côté gauche (Ph. 321).

Localité — Paulhiac (Lot-et-Garonne).

Niveau — Aquitanien inférieur.

Origine du nom — Allusion à la robustesse des prémolaires qui contraste avec leur gracilité chez les autres représentants de la sous-famille.

Diagnose — *Haplocyonopsis* à prémolaires robustes. M_1 avec métaconide réduit, sans entoconide net. M_2 avec paraconide bien développé et entoconide à peu près inexistant.

Description.

Mâchoire inférieure.

I_3 est petite et placée contre la canine. L'usure de la pièce ne permet pas de distinguer les détails structuraux de cette dent.

La canine possède une racine renflée et une couronne qui s'effile rapidement rappelant certaines canines d'ours.

Les prémolaires ont la même allure générale que chez *Haplocyon* ; elles sont cependant plus épaisses. La carène antérieure, bien marquée, se termine, à la base de la couronne, par un petit renflement. P_4 possède un tubercule accessoire (deutéroconide) haut placé ; en arrière de ce tubercule il existe un talonide épais au milieu duquel pointe une petite cuspide.

La carnassière est massive. Sur la face vestibulaire, un bourrelet cingulaire souligne la base du talonide. Le métaconide atteint le même degré de réduction que celui de la carnassière d'*H. crucians*. L'hypoconide se trouve en position médiane. L'entoconide, partiellement effacé par l'usure, devait former un léger rebord sur la face linguale du talonide.

M_2 est bordée sur sa face externe par un cingulum discret. Elle possède un protoconide élevé ; sur les dents fraîches, le paraconide est aussi important que le métaconide, mais il est oblitéré plus rapidement par l'usure. L'hypoconide est un peu plus latéral que sur M_1 ; son versant interne, d'abord abrupt, montre un petit ressaut moins incliné qui indique la présence de l'entoconide.

M_3 a un contour ovalaire, un peu rétréci dans la portion distale. Le protoconide, conique et élevé, est muni d'une carène mésiale, reliquat de la branche antérieure du trigonide ; un petit renflement sur sa face linguale marque l'emplacement du métaconide. L'hypoconide fait suite au protoconide, sous forme d'un petit tubercule dissymétrique ; le flanc externe est plus incliné et plus court que le flanc interne. Il n'y a plus trace d'entoconide.

Mâchoire supérieure.

Les incisives sont très affectées par l'usure. On peut voir toutefois que I^3 était petite et I^2 relativement robuste.

Comme sur la mâchoire inférieure, la canine possède une racine renflée et une couronne courte.

La couronne des trois premières prémolaires est simple et haute ; la portion postérieure de P^3 s'élargit en un petit talon au milieu duquel s'élève un petit tubercule. P^2 ne possède qu'une racine. La carnassière est robuste et présente un talon interne très développé. Le cingulum est à peu près absent mais il existe un petit renflement parastylaire sur lequel aboutit l'arête antérieure de l'amphicone. C'est là une différence avec le genre *Haplocyon* chez lequel il n'y a pas de parastyle, l'arête de l'amphicone se terminant à une certaine distance du bord vestibulaire.

Source : MNHN, Paris

M^1 ne présente pas la constriction médiane caractéristique des *Haplocyon*. Les tubercules externes sont sensiblement égaux. Le cingulum lingual est bien développé mais ne se dilate pas latéralement.

Le paracone de M^2 est légèrement plus grand que le métacone. Le protocone est plus bas et plus émoussé que celui des molaires d'*Haplocyon*. Sur les deux molaires, les crêtes qui s'éloignent du protocone sont assez faiblement indiquées.

Comparaison avec les formes voisines.

Haplocyonopsis occupe, par la robustesse de sa denture, une place particulière parmi les Haplocyoninés. Quelques détails permettent de le rapprocher des genres de la sous-famille voisine des Amphicyoninés. *Brachycyon* et *Sarcocyon* présentent une carnassière supérieure dont le tubercule interne est bien développé. Le premier s'éloigne d'*Haplocyonopsis* par la forme originale de ses molaires et l'allure ramassée de ses prémolaires. En revanche une M^1 assez proche de celle d'*Haplocyonopsis* se retrouve chez *Sarcocyon*. Ce dernier se distingue cependant par sa P^4 allongée, sa M^2 réduite et de forme ovoïde et, en outre, par la présence d'une M^3. Il semble malgré tout qu'avec ces deux genres le hiatus morphologique qui sépare Haplocyoninés et Amphicyoninés soit partiellement comblé.

Signalons enfin que nous avons retrouvé *Haplocyonopsis crassidens* dans le gisement de Dieupentale. Il y est représenté par une mâchoire inférieure conservée au Muséum de Paris, portant P^4 et M_2, sur laquelle nous retrouvons les mêmes caractères que sur les spécimens de Paulhiac, bien que la taille soit légèrement plus forte. Le gîte de Dieupentale contient une faune identique à celle de La Milloque, donc légèrement plus ancienne que celle de Paulhiac.

Genre *HAPLOCYONOIDES* Hürzeler 1940.

En dehors du spécimen-type, extrait du gisement de Hessler (Allemagne) et décrit par J. Hürzeler (1940), le genre *Haplocyonoides* n'a été signalé que de façon sporadique, à propos de quelques dents ou fragments de dents isolés. Ses prémolaires élancées et le robuste talon interne de sa carnassière supérieure le rattachent incontestablement à la sous-famille des Haplocyoninés. Son originalité réside dans la structure de sa carnassière inférieure sur laquelle le métaconide a totalement disparu. Avec quelques doutes, nous avons attribué à *Haplocyonoides* un fragment de maxillaire supérieur portant P^4-M^1 et provenant du gisement de Laugnac.

? *Haplocyonoides mordax* Hürzeler 1940.
(Pl. 4, fig. 5).

La carnassière supérieure pourrait appartenir aussi bien à *H. mordax* qu'à *Haplocyon crucians*. Comme dans ces deux espèces, elles est entourée d'un cingulum continu, ne possède pas de parastyle et présente une arête antérieure de l'amphicone qui se termine un peu en retrait du bord externe. Le talon interne est saillant et arrondi, plus proche de celui de *H. crucians* que de celui du carnassier de Hessler.

M^1 affecte la même forme générale que celle de *H. mordax* ; elle est étroite et sans constriction médiane accusée, mais le cingulum lingual est plus épais.

Bien que la ressemblance entre *H. mordax* et le carnivore de Laugnac ne soit pas parfaite, devant la pauvreté du matériel, nous avons préféré les maintenir dans une même espèce.

Source : MNHN, Paris

Conclusions sur les Haplocyoninés.

Un regard d'ensemble sur les genres, qui composent la sous-famille des Haplocyoninés, laisse apparaître une impression d'homogénéité. Divers caractères originaux les distinguent des *Amphicyon*. Citons, en premier lieu, l'allure élancée des prémolaires qui contraste avec le profil surbaissé des prémolaires d'*Amphicyon*. Les molaires inférieures sont toujours coupantes et possèdent un hypoconide tranchant, l'entoconide étant réduit ou absent. La carnassière supérieure est munie d'un talon interne puissant et nettement détaché de l'amphicone. Sur les molaires supérieures le protocone affecte la forme d'un petit cône duquel se détachent des crêtes à peine indiquées alors que, chez leurs voisins, les crêtes du trigone sont saillantes et le protocone se présente comme un tubercule en forme de croissant. L'absence, chez les Haplocyoninés de la troisième molaire supérieure constitue une différence importante entre les deux groupes.

1 — *Phylogénie des Haplocyoninés.*

La forme à la fois la plus ancienne et la plus primitive de la sous-famille appartient au genre *Pseudamphicyon* Schlosser, représenté par une seule espèce, *P. lupinus*. Celle-ci a été définie d'après des pièces provenant du Sannoisien d'Eselsberg, puis a été retrouvée dans les Phosphorites du Quercy. J. Viret (1942) a souligné les ressemblances qui existaient entre *P. lupinus* et le genre *Haplocyon* ; chez ce dernier « M_1 est un peu moins haute..., M_2 est un peu plus courte, avec un paraconide un peu réduit ; l'hypoconide chez M_1 et M_2 est un cône surbaissé plus régulier ». On trouve néanmoins des différences notables entre les deux formes. Certaines peuvent être considérées comme des traits primitifs, persistants chez l'espèce sannoisienne. Par exemple l'entoconide qui forme encore une crête basse chez *Pseudamphicyon* alors qu'il est vestigial chez les Haplocyoninés de la fin de l'Oligocène. Les prémolaires, serrées les unes contre les autres chez la forme du anSnoisien, sont ensuite plus espacées. A ce sujet, la figure publiée par Schlosser (1901, pl. XIII, fig. 16) montre les dents en vue occlusales on ne peut pas estimer le profil de l'unique prémolaire, P_4, présente sur la pièce-type ; un examen de la mâchoire elle-même serait nécessaire afin de savoir si cette prémolaire répond aux normes des *Haplocyon* ou, au contraire, se rapproche de celles des *Amphicyon*. D'autres caractères nous paraissent creuser un écart assez sérieux entre les Haplocyoninés évolués et le genre *Pseudamphicyon* ; chez ce dernier, M^1 présente un contour triangulaire et le cingulum interne ne montre pas cette exubérance que nous avons rencontrée chez les *Haplocyon* ; en outre le talon interne de la carnassière supérieure n'atteint qu'une taille modeste. L'éloignement, dans le temps, entre *Pseudamphicyon* et les Haplocyoninés suffit peut être à expliquer ces différences. Mais, devant l'absence de toute forme intermédiaire, nous pensons qu'une filiation directe entre le genre du Sannoisien et les espèces plus évoluées demeure hypothétique.

Le genre *Haplocyon* se manifeste au niveau des Phosphorites du Quercy par une unique mandibule (de Beaumont, 1961, pl. 1, fig. 1) proche semble-t-il d'*H. elegans*. Dans le gisement de La Milloque, nous sommes en présence de deux espèces distinctes, *H. elegans* et *H. dombroskyi*. La première se retrouve jusqu'au niveau de Laugnac sans que l'on puisse constater le moindre changement d'ordre morphologique. La deuxième se distingue de *H. elegans* par un métaconide réduit sur la carnassière inférieure ; elle est à l'origine de *H. crucians* dont la carnassière a un métaconide encore plus petit et un entoconide vestigial. Nous pensions aussi que le genre *Haplocyonoides* constituait l'aboutissement de cette deuxième lignée. Cette hypothèse paraît très vraisemblable si l'on se contente d'examiner la denture inférieure. Cependant une étude attentive des molaires supérieures révèle que sur le spécimen figuré par J. Hürzeler (1940), la première molaire possède un cingulum interne plus faible que celui qui existe chez *H. crucians* et le museau paraît très court. On ne connaît pas encore la partie antérieure des maxillaires inférieur et supérieur chez *H. crucians* et, en attendant des pièces plus complètes, notre opinion sera plus réservée. Il est possible que *Haplocyonoides* se place sur un rameau détaché avant l'Aquitanien du genre *Haplocyon*.

Le genre *Haplocyonopsis* se distingue bien des autres membres de la sous-famille. Ses dents

Source : MNHN, Paris

épaisses, le développement du métacone de M^2, la netteté du paraconide de la deuxième molaire inférieure indique une divergence précoce du tronc commun des *Haplocyoninés*.

2 — *Comparaison des Haplocyoninés avec certains Canidés d'Amérique du Nord.*

Les Haplocyoninés ont été parfois rapprochés d'un ensemble de Canidés d'Amérique du Nord dont le représentant le plus typique est le genre *Temnocyon*. Les deux groupes possèdent une denture présentant la même formule et une allure morphologique assez voisine. Dans les deux cas, les molaires inférieures sont tranchantes, la carnassière supérieure est munie d'un robuste talon interne et le cingulum palatin des M^1 forme un large bourrelet autour du protocone. On peut cependant relever certaines différences. Ainsi le talon interne de la P^4 de *Temnocyon* est moins nettement détaché que celui de formes européennes, les crêtes du trigone des molaires supérieures apparaissent avec plus de netteté et les prémolaires inférieures sont moins élancées. Néanmoins les ressemblances restent frappantes. Deux hypothèses sont susceptibles de rendre compte de ce phénomène.

On peut supposer que ces deux groupes appartiennent à un même ensemble et que les points communs que nous avons relevés découlent de leurs liens étroits de parenté.

Il est aussi permis de penser que leurs analogies résultent d'une convergence et traduisent tout simplement une même adaptation à un certain type de mode de vie.

Dans le premier cas les Haplocyoninés seraient des immigrants issus d'une souche américaine et devraient être rangés dans la famille des Canidés à laquelle appartient le genre *Temnocyon*. On peut seulement objecter qu'il serait curieux qu'un petit groupe de carnassiers ait pu gagner l'Europe pendant l'Oligocène sans être accompagné d'autres immigrants. Or il semble bien que tous les autres canidés soient restés en Amérique du Nord. Le reste de la faune indique par ailleurs que les relations étaient coupées entre l'ancien et le nouveau monde pendant l'Oligocène.

Le phénomène de convergence entre *Temnocyon* et *Haplocyon* ne constitue pas un cas isolé parmi les carnassiers oligocènes. On connaît au moins deux autres Carnivores américains qui semblent rééditer des genres connus en Europe. Pour certains auteurs, les faunes de carnassiers oligocènes d'Amérique du Nord et d'Europe s'enracineraient chacune dans un élément autochtone de l'Eocène moyen. Les phénomènes de convergence seraient alors extraordinaires. Mais Teilhard de Chardin (1915) a montré que certains éléments de la faune de carnassiers des Phosphorites du Quercy remplissaient le vide existant entre les faunes éocènes du Bridger et la faune de l'Oligocène supérieur. En précisant davantage, on peut dire que les carnassiers de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord doivent passer par un stade « cynodictoïde » — inconnu en Amérique — pour accéder à la faune de White River. Selon J. Piveteau (1961) « tout se passe comme si les *Cynodictis* européens étaient les descendants immigrés d'espèces eocènes de l'Amérique du Nord, et comme si leurs propres descendants avaient eux-mêmes repassé en Amérique du Nord à l'Oligocène ». Selon cette optique, les ressemblances entre *Temnocyon* et *Haplocyon* ne sont plus que le résultat d'un phénomène de parallélisme relativement restreint. Les deux groupes dérivent du même ensemble de formes cynodictoïdes et leurs traits communs résultent d'une même réaction phénotypique à partir d'un fond génétique commun.

Si nous voulons traduire cette deuxième hypothèse en termes de classification, nous dirons que la sous-familles des Haplocyoninés constitue un rameau d'origine européenne détaché précocement de la famille des Amphicyonidés. Cette solution n'est peut être pas définitive. De nouveaux documents, concernant les formes du début de l'Oligocène ou relatifs à l'anatomie de l'arrière-crâne des Haplocyoninés, pourraient nous amener à adopter une attitude différente. En fait nous pensons que la classification proposée est celle qui répond le mieux aux faits que nous connaissons aujourd'hui. Il ne faut pas la considérer comme un cadre rigide mais comme un moyen de rendre compte de l'enchaînement des formes animales au moyen des données que nous fournit progressivement la paléontologie.

Source : MNHN, Paris

SOUS-FAMILLE DES AMPHICYONINÉS

Cette sous-famille, la plus nombreuse et la plus variée, comprend des animaux dont la taille varie depuis celle d'un chien setter jusqu'à celle de l'ours des cavernes. L'allure de ces Carnassiers, plantigrades ou semi-plantigrades, est plutôt lourde. Leur denture présente à toutes les époques une tendance à s'épaissir et à s'orienter vers un type moins franchement carnivore. Par là, les Amphicyoninés rappellent beaucoup les Ursidés.

Genre *YSENGRINIA* Ginsburg 1965.

Les premières pièces que l'on puisse référer au genre *Ysengrinia*, furent décrites par Noulet (1876). L'auteur figurait, sous le nom d'*Amphicyon tolosanum*, un fragment de mandibule de Carnivore découvert près de Toulouse, au lieu dit Le Cammas. La rareté des trouvailles aidant, cette découverte tomba à peu près dans l'oubli et J. Viret (1929) isolait, parmi les Mammifères de Saint-Gérand-le-Puy, un morceau de mâchoire inférieure portant la première tuberculeuse, en l'attribuant au genre *Pseudocyon*, sans penser à un rapprochement possible avec le carnassier d'Aquitaine. Il créait, pour cette pièce, l'espèce *P. gerandianum* et lui rapportait une portion de mandibule portant P_3-M_1, ainsi qu'une portion de crâne qui se distinguait, par sa première molaire au contour pyriforme et sa deuxième molaire relativement réduite, des autres carnassiers de Saint-Gérand-le-Puy. Ces trois pièces provenaient d'individus différents.

Peu de temps après, Weitzel (1930) faisait connaître une mâchoire inférieure trouvée à Flörsheim (Allemagne) sous le nom d'*Amphicyon robustus*. Il rapprochait ce spécimen de quelques restes, provenant de Paulhiac, conservés au Musée de Bâle. S. Kuss (1963) montrait les liens qui existaient entre les fossiles de Flörsheim et Paulhiac et l'*Amphicyon tolosanum* Noulet. Plus tard (1965), il rassemblait ces trois formes dans le genre *Arctamphicyon* Pilgrim. On peut émettre quelques doutes sur cette attribution qui consiste à rattacher des fossiles aquitaniens, connus seulement par leur denture inférieure, à un genre pliocène défini à partir d'une deuxième molaire supérieure. Les fossiles de Saint-Gérand étudiés par J. Viret étaient rapportés, par S. Kuss, au genre *Pseudocyonopsis*, dont l'espèce type, *P. landesquei*, provient du gisement de La Milloque. Selon L. Ginsburg (1965), « *Pseudocyon* » *gerandianum* appartient à un genre nouveau, le genre *Ysengrinia*. La mâchoire supérieure d'*Ysengrinia* diffère nettement de celle de *Pseudocyonopsis* telle qu'on la connaît dans les Phosphorites du Quercy. Il semble peu probable, d'après l'auteur, que l'un puisse descendre de l'autre. L'étude de la denture inférieure confirmerait cette opinion : « La P_4 de l'espèce de Saint-Gérand le Puy est une dent moins évoluée, plus courte, plus haute, plus étroite et plus piquante que celle de *Pseudocyonopsis landesquei* et *P. ambiguus*. La M_{2-3} n'est pas non plus conforme à celle de *P. landesquei*. C'est une dent elliptique et à fort hypoconide, alors que celle de *Pseudocyonopsis landesquei* est bien rectangulaire et à hypoconide très effacé. » Nous nous rallions à ces conclusions, résultant de l'examen comparatif des dentures inférieures, en ce qui concerne *P. landesquei*. Cette espèce, la plus récente du genre *Pseudocyonopsis*, possède des caractères bien particuliers qui la sépare nettement de celle de Saint-Gérand. Mais si nous nous tournons vers des formes plus anciennes, il semble que ce jugement doive être nuancé. Les différences, ou les ressemblances, entre *Ysengrinia* et *Pseudocyonopsis* qui s'appuient sur l'étude des dents supérieures ont moins de signification car rien n'indique avec certitude que le maxillaire de Saint-Gérand fasse partie du même ensemble que les dents inférieures et J. Viret écrivait à son sujet « J'ai observé une partie antérieure de crâne d'un Amphicyonidé de forte taille que je place ici, non sans réserves ».

Dans une publication ultérieure (1966), L. Ginsburg englobe *Amphicyon tolosanus* dans le genre *Ysengrinia*. C'est la position que l'examen attentif des différentes pièces nous a amené à adopter ici.

Source : MNHN, Paris

En effet la forme de Paulhiac, comme celle de Le Cammas et de Flörsheim, se rattache sans aucun doute à la M_2 figurée par J. Viret (1929, pl. 7, fig. 1). On peut même se demander si nous ne sommes pas en présence d'une seule et même espèce.

Ysengrinia tolosana (Noulet) 1876.
(Pl. 7, fig. 3-5).

1930 *Amphicyon robustus* Weitzel.
1963 *Amphicyon tolosanum* Noulet, Kuss.
1965 *Arctamphicyon tolosanum* (Noulet), Kuss.

Cette espèce est représentée, dans le gisement de Paulhiac, par une mâchoire inférieure droite (MB., Pa 951) portant P_2-M_2 et trois molaires inférieures gauches isolées (M_1, M_2, M_3-M.B., Pa 954 Pa 952 et Pa 953). Toutes ces pièces appartiennent sans doute à un même individu. Avec quelques réserves, nous avons également attribué à *Y. tolosana* une canine supérieure qui diffère de celles des autres Amphicyonidés connus dans les mêmes niveaux.

Description.

Les prémolaires sont séparées par de larges diastèmes. P_2 est petite, asymétrique et déjetée vers l'avant. P_3 a une couronne basse et allongée parcourue, dans le plan sagittal, par une carène fine mais bien marquée. P_4 possède une couronne redressée, relativement courte et dont la face antérieure, à peu près rectiligne, ne présente pas le profil concave qui existe chez la plupart des autres Amphicyonidés. La carène mésiale décrit une courbe accentuée qui la conduit depuis l'apex jusqu'à l'angle antéro-lingual de la courronne. La carène distale est tranchante ; elle est interrompue par un tubercule accessoire suivi d'un petit talon aplati.

La carnassière présente un protoconide bien enlevé dont la paroi distale est presque verticale. Le métaconide est court mais encore globuleux. Le talonide est relativement allongé ; l'hypoconide y occupe une place prépondérante mais l'entoconide est encore important sous la forme d'un large rebord légèrement incliné vers l'extérieur. M_2 est très caractéristique. Le trigonide atteint une grande largeur, accentuée encore par une boursoufflure de l'angle antéro-externe. Le protoconide est élevé, sa face externe est bombée et sa face interne presque plate ; une carène antérieure et une postérieure limitent ces deux parties. La carène antérieure se prolonge sur le bord mésial de la dent puis gagne, en arrière, le sommet du métaconide. Ce dernier, conique, est séparé du protoconide par une petite rainure. Entre ces deux cuspides et la carène mésiale, une petite plage triangulaire marque l'emplacement du paraconide disparu. La dent se rétrécit brutalement au niveau du talonide dont l'hypoconide constitue la presque totalité ; l'entoconide n'est représenté que par un petit rebord incliné vers l'intérieur. La M_2 ne possède qu'une racine. De contour ovalaire, elle ne présente qu'un relief émoussé. La couronne de la canine supérieure est moins élancée que celle du genre *Cynelos*, mais elle est moins robuste que chez *Amphicyon*. La carène linguale est bien marquée.

Affinités.

Sur la pièce type d'*Y. tolosana*, la P_4 présente tous les caractères que nous avons relevés sur son homologue de Paulhiac. L'hypoconide de la carnassière et le protoconide de M_2 sont un peu plus saillants, mais il semble que la fraîcheur de la pièce accentue cette différence. Ce sont là des nuances et, à notre avis, les deux formes ne doivent pas être séparées. L' « *Amphicyon robustus* » de Weitzel est un peu plus massif, les dents sont plus courtes et plus larges mais dans des limites qui ne paraissent pas dépasser la simple variation individuelle. On doit aussi rattacher à cette espèce la M_2 de Weissenau

Source : MNHN, Paris

que Schlosser (1901, pl. 14, fig. 4) représente, en compagnie de deux autres molaires provenant de Tuchorschitz, sous le nom de « *Pseudocyon bohemicus* ». Enfin il semble bien que le spécimen-type du « *Pseudocyon* » *gerandianus*, de J. Viret, pourrait aussi entrer dans cette espèce. La figure 25 qui montre la dispersion des deuxièmes molaires inférieures en fonction de leur longueur et de leur largeur, laisse peu de doutes à ce sujet. A l'exception de celle d' « *Amphicyon robustus* » qui s'éloigne un peu des autres pièces par son allure massive, les dents se groupent en un nuage très dense. Sur le même graphique nous avons placé une forme des sables de l'Orléanais décrite par Mayet (1908) comme *Pseudocyon depereti*. J. Viret a déjà souligné les traits qui rapprochent l'espèce de Saint-Gérand de celle de l'Orléanais. Cette dernière se distingue par sa taille plus forte, ses prémolaires réduites et sa M_2 « plus carrée, avec un talon relativement plus court ». Ces différences peuvent correspondre aux modifications qui affectent les membres d'une même lignée au cours du temps, et le « *Pseudocyon* » *depereti* peut être considéré comme le descendant des formes de l'Aquitanien.

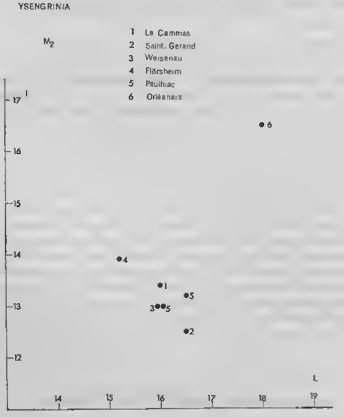


FIG. 25. Répartition des M_2 inférieures dans le genre *Ysengrinia* en fonction de leur taille.

Selon L. Ginsburg les ancêtres de ce groupe de Carnivores doivent être recherchés parmi les représentants oligocènes du genre *Pseudocyonopsis*. Si une espèce comme *P. landesquei* (du gisement de La Milloque) ne peut, par ses caractères spécialisés (prémolaires basses et allongées, M_2 rectangulaire à tubercules mousses), venir s'insérer sur ce phylum, il n'en est pas de même si l'on considère des formes plus anciennes. Ainsi, *Pseudocyonopsis quercensis* pourrait, d'après L. Ginsburg (1966), se rattacher aux carnassiers aquitaniens par sa « M_2 courte à paraconide vestigial, (son) métaconide bien séparé du protoconide et situé au même niveau, (son) talonide rétréci et elliptique formé par un hypoconide mince et une fine bordure entoconidienne ». D'autre part, deux mâchoires inférieures publiées par le même auteur (1966, pl. I, fig. 1 et fig. 3 dans le texte) sous le nom de *P. ambiguus* pourrait au même titre, pensons-nous, avoir été à l'origine de la forme aquitanienne. Ces deux pièces proviennent des argiles de Marseille. Leurs prémolaires rappellent fortement leurs homologues chez *Y. tolosana* ; P_4

Source : MNHN, Paris

notamment, haute et relativement courte, présente une face mésiale presque rectiligne. La carnassière possède un métaconide en position plus reculée que son homologue chez les *P. ambiguus* typiques ; elle est également plus épaisse. Le paraconide de M_2 a disparu, remplacé par une surface plane située en avant du protoconide et du métaconide ; le talonide apparaît relativement étroit par réduction de la portion entoconidienne. Une réduction un peu plus poussée du métaconide de la carnassière et un épaississement portant surtout sur le talonide de M_1 et le trigonide de M_2 conduiraient jusqu'à *Y. tolosana*.

Sous le nom d' « *Amphicyon* » *tolosanus*, l'espèce que nous venons de décrire a été utilisée par S. Kuss (1963) dans un but stratigraphique pour essayer de mettre en corrélation certaines couches du bassin de Mayence avec les séries classiques de la Trilogie agenaise. Les terrains du fossé septentrional du Rhin se présentent sous la succession suivante :

— marnes à Mollusques terrestres (faune Francfort-Nord) ;
— couches à Hydrobies (faunes de Weisenau, Buddenheim...) ;
— couches à Corbicules.
— couches à Cérithes ;
— calcaire à « *Helix* » *ramondi*.

La faune du bassin nord de Francfort et celles des couches à Hydrobies correspondent respectivement aux gisements de Laugnac et Saint-Gérant-le-Puy. Les marnes à Mollusques sont donc équivalentes du calcaire gris de l'Agenais. Les couches de Weisenau et Buddenheim se situent sensiblement aux niveaux des faluns de la partie moyenne de l'Aquitanien. La mandibule qui servit de type à l' « *Amphicyon robustus* » de Weitzel provient de Flörsheim et fut découverte dans un niveau situé à la base des couches à Cérithes. L'identité de cette forme avec l' « *Amphicyon* » *tolosanus* de La Cammas et surtout de Paulhiac permet à S. Kuss de mettre en parallèle les couches à Cérithes et le calcaire blanc de l'Agenais. En outre l'auteur rapporte à la même espèce un fragment isolé de molaire supérieure, trouvé dans les couches à Corbicules à Erbstadt-Kaichen. Ceci l'incite à grouper dans un même ensemble, équivalent du calcaire blanc de l'Agenais, les couches à Cérithes et à Corbicules, « en supposant — écrit-il — que l'espèce citée est réellement d'un horizon constant — et je n'ai jusqu'à présent aucune raison d'en douter — ». La présence de « *Helix* » *ramondi* (fréquent dans le calcaire blanc de l'Agenais) dans le niveau calcaire inférieur, lui permet de joindre ce niveau aux deux précédents.

Nous n'insisterons pas sur la marge d'incertitude qui existe lorsque l'on réunit, au sein d'une même espèce, des dentures supérieures et des dentures inférieures trouvées dans des gisements et des niveaux différents. Mais, nous avons vu ci-dessus qu'il était difficile, sinon impossible, de dissocier les dents d'*Y. tolosana* provenant de Paulhiac de celles de Saint-Gérand et Weisenau. Dans ce cas, les équivalences établies par S. Kuss, sans être infirmées, nous paraissent basardeuses et un complément de matériel serait absolument nécessaire pour résoudre définitivement cette question.

Ajoutons enfin que le gisement de Nicot, près de Laugnac, a fourni une quatrième prémolaire inférieure (pl. 6, fig. 4) qui pourrait être rapportée au genre *Ysengrinia*.

Genre *CYNELOS* Jourdan 1862.

Les représentants du genre *Cynelos* furent pendant longtemps rangés dans le genre *Amphicyon*, à la suite des déterminations de Blainville et Pomel. Gervais ne signalait que pour mémoire le nom de *Cynelos* créé par Jourdan pour des spécimens des collections de Lyon, découverts dans le bassin de Saint-Gérand-le-Puy. Jourdan lui-même employa le nom de *Cynelos* pour signaler ses découvertes en 1862. Cette note ne fut pas prise en considération jusqu'au travail de S. Kuss sur la famille des Amphicyonidés (1965), dans lequel cet auteur mettait en exergue les caractères discriminants entre *Cynelos* et *Amphicyon*.

Source : MNHN, Paris

Les *Cynelos* sont des Amphicyoninés de taille moyenne ou petite. Leurs prémolaires sont basses et plus ou moins réduites. Les molaires supérieures, triangulaires, sont relativement courtes et étirées transversalement. La carnassière inférieure présente un trigonide large et relativement peu élevé.

Pendant l'Aquitanien, ces carnassiers sont représentés par deux lignées différentes qui se perpétuent dans le Burdigalien (Dehm, 1950). D'autre part, S. Kuss (1965) et L. Ginsburg (1966) ont montré qu'il était possible de les suivre, dans l'Oligocène, jusqu'au niveau des Phosphorites du Quercy.

Cynelos rugosidens (Schlosser) 1899.
(Pl. 6, fig. 5-10).

1913 *Amphicyon ambiguus* Filbol — Vasseur.
1929 *Amphicyon rugosidens* ? Schlosser — Viret.
1948 *Amphicyon rugosidens* Schlosser — Richard.

Cynelos rugosidens correspond à la plus petite des deux formes aquitaniennes, la plus grande appartenant à l'espèce *C. lemanensis*. Si l'on veut bien exepter la taille, les différences entre ces deux carnassiers sont assez ténues. *C. rugosidens* possède des deuxièmes molaires légèrement plus petites par rapport aux premières molaires, le relief des deuxième et troisième molaires inférieures est un peu moins marqué et M^3 ne possède toujours qu'une seula racine.

Description.

Mâchoire supérieure.

Nous avons attribué à *C. rugosidens*, une canine supérieure qui, bien que plus petite, rappelle celle figurée par J. Viret comme « *Amphicyon* » *lemanensis* (1929, pl. 6, fig. 3). La couronne, longue et effilée, fait suite à une racine courte et globuleuse. P^4 est bordée par un léger bourrelet cingulaire, effacé au niveau de la face externe de l'amphicone. Le talon interne (deutérocone) est petit et il n'y a pas de parastyle. Sur M^1, le paracone est un peu plus grand que le métacone ; ces deux cuspides sont élevées et légèrement comprimées latéralement. Le protocone, crescentiforme, se fond dans les deux crêtes du trigone ; on distingue un métaconule assez bien marqué. Le cingulum forme un bourrelet étiré vers l'intérieur. Le paracone et le métacone présentent un volume égal sur l'unique M^2 que nous possédions ; le reste de la dent est trop usé pour permettre la moindre observation.

Mâchoire inférieure.

Nous n'avons pas trouvé les trois prémolaires antérieures. P_4 est courte, avec un petit tubercule accessoire postérieur. La carnassière possède un paraconide assez bas qui contraste avec le protoconide, bien enlevé. Le métaconide se trouve réduit et repoussé en arrière. Le talonide est plus large que le trigonide ; l'hypoconide, comprimé latéralement, occupe la moitié de sa surface et l'entoconide se présente sous la forme d'une crête basse qui délimite une étroite dépression centrale. M_2, allongée et dépourvue de paraconide, est munie d'un protoconide important flanqué d'un métaconide plus petit et légèrement en retrait. La taloníde est semblable à celui de M_1, mais il est ici un peu moins large que le trigonide. M_3 présente un contour ovoïde. Le protoconida et le métaconide ont les mêmes rapports que sur M_2 ; ils sont reliés par une petite crête dentelée qui court le long de la face mésiale de la dent. Sur le talonide, on distingue encore l'bypoconide et la crête entoconidienne.

Affinités.

Cynelos rugosidens de Laugnac se rattache fort bien aux spécimenns recueillis à Saint-Gérand-le-Puy. Les dimensions légèrement plus élevées des pièces de l'Agenais traduisent l'âge plus récent

Source : MNHN, Paris

du gisement de Laugnac. Mais ce phénomène semble démenti par la taille plus faible des restes trouvés à Wintershof-West, dans le Burdigalien. Si nous ne sommes pas en présence d'une variation géographique, il faut admettre le renversement d'une tendance évolutive. D'un autre côté, *C. rugosidens* de Laugnac nous paraît assez voisin de *Pseudarctos dehmi*, espèce du Burdigalien. Sans envisager une filiation directe entre ces deux formes, on peut penser que leur ressemblance dénote des liens de parenté assez étroits. *Pseudarctos* se distingue de l'espèce de Laugnac par des formes plus massives et l'effacement du deutéroconide des prémolaires. Or on peut constater, à l'intérieur de ce genre, une diminution constante de la taille pendant tout le Miocène.

Cynelos lemanensis Pomel 1846.
(Pl. 7, fig. 1).

1913 *Amphicyon lemanensis* Pomel — Vasseur.
1929 *Amphicyon lemanensis* Pomel — Viret.
1948 *Amphicyon lemanensis* Pomel — Richard.

Cette espèce, relativement abondante à Saint-Gérand-le-Puy, reste très rare dans l'Agenais. Nous n'avons pu lui rapporter qu'une seule première molaire supérieure provenant de Laugnac.

Hormis sa taille plus grande, cette dent est presque identique à son homologue chez *C. rugosidens*.

Genre *AMPHICYON* Lartet 1836.

L'espèce-type du genre *Amphicyon*, *A. major*, a été signalé par Lartet (1836) dans le célèbre gisement de Sansan (Gers) et figurée par Blainville dans son « Ostéographie ». Ce magnifique carnassier, connu par de nombreux éléments du squelette, synthétise dans son anatomie une grande partie des caractères originaux des Amphicyons. Ce qui explique sans doute que, pendant de nombreuses années, la plupart des auteurs aient placé dans le genre *Amphicyon*, au sens strict, une grande partie des membres de la sous-famille et en particulier ses représentants aquitaniens. A l'occasion d'une révision d'ensemble de ce groupe, S. Kuss (1965) faisait éclater le genre, réservant le terme d'*Amphicyon* aux espèces directement apparentées à la grande forme de Sansan. Il rangeait ainsi dans le genre *Pseudocyon* une mâchoire inférieure, découverte à Gardouch (Haute-Garonne), dans un niveau attribué au Stampien terminal, qu'il avait lui-même considéré, quelques années plus tôt, comme l'holotype d'une espèce nouvelle, *Amphicyon astrei*. Cependant M. Antunes et L. Ginsburg (1968), cherchant l'origine des grands *Amphicyon* du Miocène, considéraient cette pièce comme un élément possible de cette lignée. Les documents que nous apportons dans ce travail semblent confirmer la présence du genre *Amphicyon* dans les terrains aquitaniens. Nous avons mis au jour, à Paulhiac, une troisième incisive supérieure et une mâchoire inférieure, tandis que le gisement de Laugnac fournissait une canine inférieure, deux incisives et une canine supérieure, un fragment de maxillaire portant la série dentaire de P^4 jusqu'à M^3, ainsi qu'une M^1 isolée. Malgré certaines différences entre ces pièces, nous avons jugé qu'il était préférable de les grouper dans une même espèce *Amphicyon* cf. *astrei*.

Amphicyon cf. *astrei* Kuss 1962.
(Pl. 8 et Pl. 9).

Description des pièces de Paulhiac.

La troisième incisive supérieure, caniniforme, possède une couronne pointue et recourbée vers l'arrière. La face vestibulaire est bombée et les faces linguale et linguo-distale excavées ; une arête

Source : MNHN, Paris

interne peu marquée (absente chez *A. major*) et une carène distale séparent ces deux régions. La mandibule a une branche horizontale élevée. La fosse massétérienne est large et profonde, correspondant sans doute à un muscle masséter puissant. Les trois premières molaires sont fortement réduites, mais moins que chez *A. major*; leur couronne est dissymétrique, l'apex étant situé dans la portion antérieure. Basse et parcourue par une carène fine, P_1 ne possède qu'une racine. P_4 est relativement haute et allongée; sa face distale est pourvue d'un deutéroconide et d'un petit talonide. Elle rappelle son homologue chez *Pseudocyonopsis* et s'éloigne de celle d'*A. major* par ses caractères primitifs. Le trigonide de M_1 est malheureusement brisé. Le talonide est un peu plus court que chez *A. major*; l'hypoconide y occupe une place prépondérante mais l'entoconide reste bien marqué, sous la forme d'un large rebord légèrement incliné vers l'extérieur. Une structure analogue se retrouve sur la carnassière inférieure de *A. major*, sur laquelle le talonide est cependant plus allongé. La deuxième molaire possède un trigonide complet; le paraconide atteint la même taille que le métaconide. L'angle antéro-externe du protoconide présente un renflement à la base duquel on distingue une petite facette d'usure. Le talonide rappelle celui de M_1. La troisième molaire est représentée par un alvéole unique.

Description des pièces de Laugnac.

Toutes les pièces de Laugnac, à l'exception de la canine supérieure, semblent avoir appartenu à un même individu, de taille un peu plus forte que celui de Paulhiac.

I^2 est aplatie dans le sens mésio-distal comme chez *A. major* mais elle est plus grosse et plus pointue. I^3 ne diffère pas, si ce n'est par sa taille plus grande, de celle que nous avons décrite à Paulhiac. La canine supérieure, particulièrement robuste, nous montre une couronne très usée. On distingue une carène postérieure finement crénelée. La carnassière supérieure, longue de 33 mm, atteint la taille de celle des plus forts individus d'*A. major*. Elle possède un petit parastyle et un deutérocone réduit. M^1 est triangulaire. Le paracone domine nettement le métacone. Le protocone, pas très élevé et globuleux, est prolongé par les deux branches du trigone formées presqu'uniquement par les conules. Le cingulum interne est bien développé surtout dans l'angle distolingual. La taille (L = 25,5, l = 30) la situe parmi les individus moyens de Sansan. La deuxième molaire (L = 19, l = 26,3) ne dépasse pas en revanche la taille des petits individus du gisement du Gers. La différence de volume entre paracone et métacone est moins accentuée que sur M^1; le protocone offre une morphologie identique sur les deux dents, il est également prolongé par les deux crêtes du trigone sur lesquelles se détachent bien le paraconule (qui est dédoublé) et, de façon moins nette, le métaconule. Le cingulum lingual est étiré vers l'intérieur et ne présente pas le développement latéral qui existe chez *A. major*. Sur M^3, le métacone est beaucoup plus faible que le paracone. Le protocone forme une petite éminence isolée au milieu d'un large bourrelet cingulaire. Ses dimensions (L = 12,6, l = 17,5) ne diffèrent pas de celles des M_3 de Sansan.

Affinités des fossiles de l'Agenais.

La mandibule de Paulhiac a appartenu à un animal un peu plus grand que celui qui a fourni la pièce-type d'*A. astrei*. Les caractères morphologiques sont cependant assez proches sur ces deux fossiles. L'examen des facettes d'usure sur les dents du carnivore de Gardouch ne paraît pas devoir justifier un rapprochement avec le genre *Pseudocyon* comme le pense S. Kuss (1965). Ces facettes, sur le trigonide de la carnassière, sont semblables à celles que l'on observe sur les premières molaires inférieures d'*A. major* comme de *Pseudocyon*. Sur la M_2, il existe, à Gardouch comme à Paulhiac, une petite facette à la base de la face vestibulaire du protoconide qui n'apparaît pas sur les M_2 d'*A. major*; toutefois, elle n'est pas comparable aux larges surfaces d'abrasion qui occupent toute la paroi externe du métaconide et de l'hypoconide chez *Pseudocyonsan saniensis*. Contrairement à ce qu'affirme S. Kuss, le profil occlusal de cette M_2 diffère de celui de la M_2 de *Pseudocyon*; le talonide, un peu plus étroit que le trigonide comme chez tous les Amphicyonidés oligocènes, est moins effilé et sa paroi distale est plus plate.

Source : MNHN, Paris

Nous avons aussi comparé la mâchoire de Paulhiac aux spécimens d' « *Amphicyon* » *crassidens* provenant de Saint-Gérand-le-Puy. Ces derniers possèdent une P_4 plus basse et munie d'un tubercule accessoire antérieur, le métaconide de la carnassière est plus réduit mais le talonide est plus massif, en revanche la M_2, sur laquelle le paraconide a presque disparu, présente un talonide effilé sur le modèle de celui de *Pseudocyon* et rappelle celui de la M_2 décrite par L. Ginsburg et M. Telles-Antunes (1968) et attribuée à *Amphicyon giganteus*. Cette dernière espèce est fondée sur une M_1 supérieure des sables d'Avaray figurée par Cuvier. Cette dent s'éloigne des M_1 de Laugnac par la hauteur démesurée des tubercules externes, la discrétion des conules et l'étirement en direction palatine du cingulum interne.

Nous avons déjà vu, lors de la description des grands Carnassiers de l'Agenais, certains des caractères qui séparent ceux-ci de *Amphicyon major*. Chez les premiers, les incisives, les canines et les prémolaires, y compris la carnassière supérieure, sont plus puissantes ; la carnassière inférieure, par sa longueur, s'insèrerait bien parmi les M_1 de l'espèce de Sansan, mais elle s'en écarte par les différences de proportions entre le trigonide et le talonide, ce dernier étant plus développé au niveau de Sansan ; M_2 possède encore un paraconide, caractère primitif, mais elle est surtout beaucoup plus petite par rapport à M_1 ; à la mâchoire supérieure, M^1 présente un relief plus vigoureux mais c'est essentiellement la deuxième molaire qui, par sa couronne plus étroite et ses tubercules intermédiaires plus accentués, se distingue des M^2 de l'animal de Sansan, sur lesquelles l'épanouissement du cingulum sur les faces mésiales, linguale et distale agrandit considérablement la surface occlusale. Nous pensons qu'il existe un lien de filiation entre les deux espèces de l'Aquitanien et du Vindobonien. Les différences que nous venons de relever peuvent traduire un processus évolutif qui conduit le genre *Amphicyon* vers un type de morphologie plus ursoïde. La portion de la denture utilisée pour la préhension des proies vivantes et pour déchirer la chair (incisives, canines, prémolaires, trigonide de la carnassière inférieure) tend à régresser au bénéfice de la partie broyeuse des mâchoires. Alors que les premiers représentants de la lignée sont orientés vers un mode de vie presque uniquement prédateur, l'espèce du Vindobonien s'est adaptée à une nourriture plus variée, et, tout en restant un carnassier redoutable, a pu avoir un régime alimentaire se rapprochant de celui des ours.

Il nous reste à examiner un dernier problème d'ordre taxonomique concernant les grands carnassiers que nous venons d'étudier. En admettant leur rattachement au genre *Amphicyon*, il faut encore examiner quelle est la valeur des liens qui les relient les uns aux autres. Entre les deux mandibules de Gardouch (holotype de *A. astrei*) et Paulhiac, l'écart morphologique est assez faible et, devant la rareté du matériel, doit être mis au compte des variations individuelles. Il en est de même pour les différences de dimensions, bien que dans ce cas, le gisement de Paulhiac étant sans doute plus récent, ce phénomène puisse correspondre à un augmentation de taille le long du rameau. Il est donc normal de garder la mandibule de Paulhiac dans l'espèce *A. astrei*. En revanche, la présence, dans cette même espèce, de la forme de Laugnac peut paraître plus discutable. Sa taille plus grande, comme dans le cas précédent, dépend d'un écart individuel ou traduit l'âge plus récent du fossile ; en tout état de cause, ce n'est pas un obstacle très important. L'objection majeure réside dans le fait que nous avons associé une denture inférieure à un maxillaire supérieur, les deux étant extraits de gisements différents. Cependant, les comparaisons effectuées ne permettraient pas de rattacher ce maxillaire à un autre carnassier aquitanien, voire un autre carnassier tout court. Les carnivores atteignant de telles dimensions restant exceptionnels, il serait vraiment extraordinaire qu'il puisse exister deux lignées parallèles présentant des caractères aussi concordants.

AMPHICYONINÉ gen. et sp. ind. I.
(Pl. 7, fig. 2).

Description.

Cette dent se distingue surtout par sa grande extension dans le sens transversal. Pour une longueur maximale de 12 mm, le diamètre vestibulo-lingual atteint 22 mm. Le métacone, peu élevé, est

Source : MNHN, Paris

légèrement décalé vers l'intérieur par rapport au paracone, mais ces deux tubercules présentent un même développement. Le protocone, très plat et large, présente un contour en forme de croissant dont les branches se fondent dans les crêtes du trigone ; sur celles-ci, ne pointe aucun tubercule secondaire. La dent est entourée d'un bourrelet cingulaire continu, légèrement plus épais du côté interne. La face occlusale de la dent est à peine creusée.

Affinités.

Cette pièce ne se rattache à aucune des molaires supérieures reconnues dans nos gisements. Son étirement transversal, la faible hauteur des cuspides internes et l'absence presque totale de concavité de la surface occlusale laissent augurer une deuxième molaire inférieure très courte, très large et portant des tubercules mousses. Nous ne connaissons rien de semblable chez les carnassiers aquitaniens. Nous sommes en présence d'un type d'adaptation à un régime omnivore, comme cela se produit chez les ours. Les molaires augmentent leur surface occlusale et deviennent de plus en plus broyeuses. Mais, alors que chez les ours l'accroissement de l'aire masticatrice se fait par un allongement des molaires, il se fait ici par leur élargissement.

Une dent qui pourrait être rapprochée du spécimen de Paulhiac, provient du Miocène supérieur des Siwaliks et a été attribuée par Pilgrin (1932, pl. 2, fig. 30) à « *Amphicyon* » *pithecophilus*. Mais cette pièce présente une muraille externe boursouflée avec une sorte de mésostyle, les crêtes du trigone portent des tubercules accessoires, le volume du paracone dépasse celui du métacone et la taille est plus élevée (18 × 30 mm).

Certaines M² de *Cynelos* provenant du gisement de Wintershof-West rappellent également la pièce de Paulhiac sans toutefois présenter un étirement semblable.

AMPHICYONINÉ gen. et sp. indét. II
(Pl. 7, fig. 6)

Les collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle contiennent une deuxième molaire supérieure provenant de Paulbiac (Pa 949) qui ne se laisse rattacher à aucune des espèces connues d'Amphicyonidé. Elle a appartenu à un animal de taille moyenne ; ses dimensions (14,1 × 20,6) pourraient convenir à des carnassiers possédant une M_2 courte, mais sans excès, avec un talonide assez étroit, comme par exemple *Ysengrinia* ou « *Amphicyon* » *crassidens*. Le paracone est plus important que le métacone. Le protocone, assez proche des deux tubercules externes, n'est pas très élevé ; il a la forme d'un croissant dont les pointes se poursuivent par les crêtes du trigone. Il n'y a pas de conules. La dent est légèrement arquée dans le sens transversal ; elle est entourée par un bourrelet cingulaire épaissi dans sa portion postéro-interne.

FAMILLE DES MUSTELIDES

Genre *PALAEOGALE* Meyer 1846.

Le genre *Palaeogale* a été créé par Von Meyer (1846) pour du matériel provenant de l'Aquitanien moyen de Weisenau, près de Francfort. En quelques lignes l'auteur précisait qu'il reconnaissait deux espèces différentes, *P. pulchella* et *P. fecunda*, sans figurer la moindre pièce, ni insister sur leurs caractères discriminants. Gervais (1848-52) signalait, sous le nom de *Mustela minuta*, une mâchoire inférieure provenant de Saint-Gérand-le-Puy, portant M_1-M_2. Selon Gervais, il s'agissait « d'une petite espèce assez rapprochée des Hermines par ses dimensions. La tuberculeuse... est plus comprimée que chez les autres Mustélins et subtranchante. La carnassière... biailée à son lobe antérieur, sans troisième

Source : MNHN, Paris

pointe interne, et pourvue en arrière, d'un second lobe au talon assez court... Cette pièce indique une nouvelle espèce de Mustélin, et probablement aussi une nouvelle subdivision de ce groupe ». L'année suivante, dans son « Catalogue méthodique » Pomel faisait connaitre par une brève description une petite forme qu'il rattachait à son genre *Plesiogale*, *P. mustelina*. C'était « une espèce de la taille de l'hermine, à tuberculeuse inférieure comprimée, tranchante et comme trilobée à son arête longitudinale », qui provenait du gisement de Langy, dans le bassin de Saint-Gérand-le-Puy. Filhol (1879) figurait plusieurs mâchoires, trouvées en Limagne bourbonnaise, en conservant le nom d'espèce créé par Pomel mais en le rapportant au genre *Mustela*. Ce fut Schlosser qui reconnut le premier (1887-90) l'identité générique de tous ces fossiles ; il conservait néanmoins deux espèces, *Palaeogale minuta* et *P. fecunda*. Plus tard Helbing (1916) réunissait ces deux formes en une espèce unique, *P. minuta* (Gervais), et c'était également la position de J. Viret, qui figurait à nouveau (1929, pl. 14, fig. fi) l'exemplaire-type de Gervais, actuellement conservé au Muséum de Lyon. Nous pensons aussi qu'il n'existe qu'une espèce de *Palaeogale* dans l'Aquitanien moyen et c'est à celle-ci que nous attribuons une première molaire inférieure découverte à Moissac I, ainsi que plusieurs mandibules provenant de Laugnac.

Palaeogale minuta (Gervais) 1848-52).
(Pl. 10, fig. 1-3 et 7).

1913 *Mustela mustelina* (Pomel) — Vasseur.
1929 *Palaeogale minuta* (Gervais) mutation de grande taille — Viret.
1948 *Palaeogale* sp. (mutation de grande taille de *P. minuta*) — Richard.

Description.

P. minuta est représentée à Laugnac par une dizaine de mandibules ou fragments de mandibule. La première prémolaire a disparu chez cette espèce aquitanienne. Les autres prémolaires sont tranchantes. P_2 possède une couronne pointue, allongée et projetée vers l'avant. P_3 est moins inclinée ; elle présente un tubercule accessoire postérieur haut placé, suivi d'un petit talonide redressé en pointe. Le tubercule principal de P_4 est large et tout à fait symétrique ; il porte un deutérocoride sur sa face distale. Le cingulum basal se retrousse, aux deux extrémités, pour donner naissance à deux denticules piquants qui confèrent à cette dent une étonnante ressemblance avec la P_4 des félins. La carnassière est aussi très félinoïde avec son trigonide bi-ailé, dans lequel le métaconide a disparu, et dont le protoconide, légèrement recourbé en arrière, se termine par une face distale abrupte. Le talonide est court, étroit et tranchant, bien que l'entoconide y soit encore représenté sous la forme d'une crête basse qui ferme, vers l'intérieur, la cuvette centrale. M_2 n'a qu'une racine ; sa couronne est étroite, parcourue par une arête longitudinale sur laquelle on distingue un petit tubercule central.

La taille de ces pièces excède légèrement celle des fossiles de Saint-Gérand-le-Puy. La longueur de la carnassière inférieure des pièces de Limagne oscille entre 4 et 5,4 mm. A Laugnac, nous notons, sur la même dent, des mesures qui varient de 5,2 à 5,8 mm. Devant l'identité morphologique présentée par les deux séries de pièces, nous pensons qu'il est parfaitement inutile, en s'appuyant sur ces différences de dimensions, de créer un nouveau taxon réservé aux pièces de Laugnac. De son côté, la carnassière inférieure de Moissac I, longue de 4,4 mm, s'insère parfaitement, par sa taille, parmi les pièces de Saint-Gérand-le-Puy.

Affinités.

L'origine de *P. minuta* peut être recherchée auprès d'une espèce des Phospborites du Quercy, *P. felina* (Filhol). Selon Teilhard de Chardin (1915), il ne serait même pas possible de distinguer ces deux formes. Pourtant la présence, sur la mâchoire inférieure du carnassier du Quercy, d'une prémolaire

Source : MNHN, Paris

supplémentaire et (selon Filhol) les deux racines de sa deuxième molaire inférieure, nous paraissent des motifs suffisamment importants pour maintenir une coupure spécifique.

Dans le Burdigalien de Wintershof-West, R. Dehm a décrit deux espèces du genre *Palaeogale*. L'une, la plus petite et la plus pauvrement représentée, est rattachée par l'auteur à *P. minuta*. D'autres pièces, de taille plus grande, se reconnaissent à leurs prémolaires légèrement épaissies, ce qui leur a valu le nom de *P. hyaenoides*. On peut considérer que toutes ces formes descendent des *P. minuta* de l'Aquitanien. Il est même permis de se demander si les mâchoires, que R. Dehm rattache à *P. minuta*, ne seraient pas les éléments les plus rétrogrades d'une population unique dont le type moyen présenterait la morphologie de *P. hyaenoides*.

Simpson (1946) a montré que le genre *Palaeogale* se retrouvait en Amérique du Nord et en Asie dans des formations probablement antérieures à l'Aquitanien. Les espèces américaines et asiatiques sont plus primitives que *P. minuta* par la persistance, sur la plupart des spécimens, de la deuxième molaire supérieure et de la première prémolaire inférieure. Elles se rapprocheraient de ce point de vue, de *P. felina* des Phosphorites du Quercy.

On a quelquefois comparé le genre *Palaeogale* au genre actuel *Mustela*, en estimant que l'espèce aquitanienne était engagée dans une voie conduisant jusqu'aux belettes ou aux putois actuels. Un examen attentif de la denture inférieure ne permet pas de retenir cette hypothèse. Dans le genre *Mustela*, les prémolaires inférieures sont plus simples, moins denticulées. P_2 ne présente jamais cette forme en éperon caractéristique du genre *Palaeogale* et surtout P_4 conserve une couronne dissymétrique, moins tranchante et dépourvue des tubercules accessoires qui donnent une allure féline à la quatrième prémolaire de *Palaeogale*. M_1 possède un trigonide plus bas et plus allongé dont le protoconide se termine par une face fortement inclinée vers l'arrière. L'évolution des deux groupes a conduit chacun d'eux vers l'acquisition d'une denture plus tranchante ; mais il semble que *Palaeogale* soit allé plus loin dans cette voie par des processus morphologiques qui rapprochent, par un phénomène de convergence, ce genre des Félidés et l'éloignent des Mustélidés actuels.

Genre *PLESIOGALE* Pomel 1846.

C'est d'après une mâchoire inférieure figurée dans l' « Ostéographie » de Blainville comme *Mustela plesictis* », que Pomel a établi son genre *Plesiogale*. Ce genre est « caractérisé par un dentition intermédiaire entre celle des putois et des Martes, ayant de celles-ci les nombres et de ceux-là les formes ».

La formule dentaire et les caractères généraux de la denture sont semblables à ceux du genre *Palaeogale* ; Pomel ne distinguait d'ailleurs pas ces deux formes. Après lui, malgré le travail de Schlosser (1887-89), Helbing puis J. Viret ont considéré le terme *Plesiogale* comme synonymes de *Palaeogale*. Mais Simpson (1946), à propos d'une révision du genre « *Bunaelurus* », montrait que l'anatomie du crâne et la morphologie de la denture supérieure de ces carnassiers rendaient nécessaire une coupure générique entre *Plesiogale* et *Palaeogale*. Nous verrons que l'examen de la denture inférieure confirme entièrement ce point de vue.

Plesiogale angustifrons Pomel 1853.
(Pl. 10, fig. 4-5-6).

1929 *Palaeogale angustifrons* (Pomel) — Viret.
1948 *Palaeogale angustifrons* (Pomel) — Viret.

Pomel distinguait deux grandes espèces de *Plesiogale* dans la faune du bassin de Saint-Gérand-le-Puy, *P. angustifrons*, « de la taille de *Mustela foina* » et dont les prémolaires inférieures ne présentent

Source : MNHN, Paris

pas de petit denticule basilaire antérieur, et *P. robusta*, de taille plus forte, avec une P_4 possédant une petite cuspide basale antérieure. Gervais a figuré (1859, pl. 28, fig. 1), sous le nom de *Mustela angustifrons*, une mandibule correspondant à la diagnose de *P. robusta*. Filhol a cru nécessaire d'ajouter, aux deux espèces de Pomel, une troisième forme, « *Mustela lemanensis* ». En fait les critères invoqués par ces divers auteurs pour multiplier le nombre d'espèces ne semblent pas dépasser le cadre des variations individuelles au sein d'une même population. J. Viret a montré que l'on ne devait conserver qu'une seule espèce, *P. angustifrons*. C'est une forme identique que nous avons retrouvée dans le gisement de Laugnac.

Description.

La canine inférieure est longue et acérée avec une arête interne bien marquée et une fine caréne distale. Les prémolaires sont hautes, simples, à l'exception de P_4 qui porte un deutéroconide haut placé et parfois un petit tubercule basal antérieur. Ces prémolaires sont moins tranchantes que celles du genre *Palaeogale* et n'évoquent pas du tout des prémolaires de félin. Bien que pareillement dépourvue de métaconide, la carnassière inférieure se distingue de celle de *Palaeogale* par son trigonide plus bas, l'inclinaison de la face distale du paraconide et par son talonide moins coupant, malgré l'absence à peu prés totale d'entoconide. Cette dent est longue de 11 à 11,5 mm contre 8 à 10 mm pour les M_1 de Saint-Gérand-le-Puy. Cet écart de taille ne permet pas d'isoler la forme de Laugnac de celle de la Limagne bourbonnaise. M_2 possède deux racines ; sa couronne, comprimée latéralement, est parcourue par une crête longitudinale sur laquelle on distingue un petit renflement antérieur correspondant au paraconide, un autre plus important à l'emplacement du protoconide et, après une dépression, un petit talonide retroussé.

Affinités.

On ne connait pas les ancêtres du genre *Plesiogale* au-delà du gisement de Vaumas (Stampien supérieur ?) dans lequel Pomel signale *P.* « *robusta* ». On peut envisager une origine possible à partir de certains *Plesictis*, des Phosphorites du Quercy, dont la denture tend à devenir plus tranchante.

Dans les terrains plus jeunes que l'Aquitanien, on connaît une mâchoire inférieure des sables de l'Orléanais (Gervais, 1876, pl. 26, fig. 1) qui est encore très proche de *P. angustifrons*. Schlosser a créé pour elle l'espèce *P. gervaisi*. C'est la seule indication que nous possédons sur la descendance possible du genre *Plesiogale*.

Genre *PLESICTIS* Pomel 1846.

Le genre *Plesictis* rassemble un grand nombre de petits Carnivores, généralement rattachés aux Mustélidés, qui apparaissent dans les Phosphorites du Quercy et ne se prolongeraient pas au-delà du Miocène supérieur. L'espèce-type, *P. genettoides*, provient du Stampien de Cournon et fut décrite par Pomel (1846a) qui pensait qu'elle constituait « un genre faisant passage aux genettes et différant des Martes ». La même année (1846 b) il précisait avoir reconnu quatre ou cinq espèces dans ce geure et il figurait *P. croizeti*, d'après une mandibule de Saint-Gérand-le-Puy. Le même auteur (1853) donnait, dans son « catalogue méthodique » une diagnose plus précise de *Plesictis* : « formule dentaire des Martes... carnassière inférieure pourvue d'un fort denticule interne, d'un talon assez court, très creux, relevé en arrière en une arête transversale subbilobée. Tuberculeuse supérieure triangulaire, à deux tubercules externes et un troisième sur le talon semblable à celle des Viverriens... ».

A travers la diagnose du genre *Amphictis* nous pouvons préciser l'idée que se faisait Pomel du genre *Plesictis*. En effet, selon lui, la création du genre *Amphictis* était justifiée par la présence d'une « tuberculeuse inférieure très développée et portée par deux racines distinctes ». On peut donc penser

Source : MNHN, Paris

que, aux yeux de Pomel, la tuberculeuse inférieure de *Plesictis* ne possédait qu'une seule racine. Nous reviendrons plus loin sur cette définition qui nous paraît trop restrictive et justifiée seulement pour la majorité des espèces de l'Aquitanien. Gervais (1876) et surtout Filhol (1879) ont signalé la présence du genre *Plesictis* dans les dépôts phosphatés du Quercy. Ce fut Teilhard de Chardin (1915) qui exposa le plus clairement les caractères, les affinités et les tendances évolutives de ces petits carnassiers. Au niveau de l'Oligocène inférieur le groupe des *Plesictis* arbore encore de nombreux traits primitifs. Le trigonide de la carnassière inférieure reste relativement groupé et le talonide court, la M_2 possède toujours deux racines. Leurs affinités se répartissent originellement selon deux polarités distinctes qui les mènent des formes cynodontiennes, aux prémolaires petites et grêles et aux molaires assez massives, jusqu'aux formes « cynodictiennes », aux prémolaires lancéolées et à la carnassière élevée. Au travers de ces deux ensembles les *Plesictis* jouxtent les carnassiers à denture trapue, *Amphictis* et *Pachycynodon* et des animaux qui affectenf des allures félinoïdes, les *Stenogale*. Les *Plesictis* semblent eux-mêmes capables de s'orienter, au cours de leurs développement phylétique, vers l'une ou l'autre de ces tendances pour donner des formes qui convergent vers *Stenogale* ou *Amphictis*, préférant semble-t-il la première de ces deux voies. Nous verrons ces deux types d'impulsion évolutive se manifester encore chez les *Plesictis* de l'Aquitanien.

Plesictis sp. I.
(Pl. 11, fig. 2).

Les *Plesictis* de toute petite taille sont encore assez mal connus. Les gisements aquitaniens de Limagne bourbonnaise, parmi un matériel abondant, n'ont fourni qu'une seule espèce figurée par J. Viret (1929) sous le nom de *P. julieni*. La station de Coderet a également livré un petit spécimen décrit, par J. Viret, *P. julieni sicaulensis*. Aucun de ces deux fossiles ne se retrouve dans l'Agenais. En revanche quelques débris de mâchoires y révèlent la présence de formes originales. Ainsi deux petites carnassières inférieures (L = 4,16 et 4,55 mm), provenant de Paulhiac, ne correspondent à aucune des espèces publiées jusqu'à ce jour.

Description.

Ces deux carnassières possèdent un trigonide largement disjoint ; le métaconide est très réduit et repoussé loin vers l'arrière. Le talonide, moins large que le trigonide, est creusé d'une cuvette légèrement inclinée vers l'intérieur. L'hypoconide forme un tranchant élevé et l'entoconide, séparé du métaconide par une dépression, s'élève en arrière jusqu'au niveau de l'hypoconide. Sur le bord mésial ces crêtes sont séparées par un sillon, ce qui donne un aspect bifide à la terminaison du talonide.

Affinités.

L'espèce de Paulhiac diffère de *P. sicaulensis* par sa taille plus faible, sa minceur plus grande et son métaconide plus réduit. Les mêmes caractères la séparent de *P. julieni* dont, en outre, le trigonide de la carnassière est plus resserré. A ce sujet on peut noter que la filiation proposée par J. Viret entre *P. sicaulensis* et *P. julieni* est peu probable, ce dernier possédant des prémolaires construites sur un modèle différent et une carnassière plus primitive.

La seule forme, à laquelle on puisse relier les trois *Plesictis* dont nous venons de parler, provient des dépôts phosphatés du Quercy ; il s'agit de *P. pygmaeus*. Ce rapprochement n'est pas invraisemblable, car cette espèce arbore un certain nombre de traits primitifs susceptibles de se modifier en donnant le type de structure qui apparaît chez le *Plesictis* de Paulhiac, ou ceux qui apparaissent chez *P. sicaulensis* et *P. julieni*. Mais, nous verrons plus loin que *P. pygmaeus* représenterait aussi bien la forme ancestrale de toutes les espèces de taille menue ; à moins de penser que le petit carnassier des Phos-

Source : MNHN, Paris

phorites constitue une véritable plaque tournante dans l'évolution des *Plesictis* de stature réduite, il faut reconnaître que les maigres documents qui le concernent et l'absence de formes intermédiaires ne permettent guère d'établir des phylogénies sérieuses.

Plesictis sp. II.

Parmi les ossements provenant de Paulhiac, un fragment de mandibule de petit mustélidé, portant la quatrième prémolaire et une portion de la carnassière inférieure, ne se laisse rattacher à aucune des espèces aujourd'hui connues.

P_4 est haute et porte, sur sa face distale, un deutéroconide bien développé. Elle est bordée par un bourrelet basilaire qui donne naissance à un petit denticule antérieur et à un talonide retroussé.

De la première molaire, nous ne connaissons que le trigonide. Il est relativement haut, avec un paraconide court, un protoconide bien enlevé et un métaconide réduit soudé au protoconide. La hauteur du trigonide de la carnassière rappelle *P. pygmaeus*, des Phosphorites du Quercy, mais la réduction et le recul du métaconide conférent à la dent de Paulhiac un cachet plus moderne. La quatrième prémolaire ressemble à celle de *P. julieni* (Saint-Gérand-le-Puy) mais le trigonide de M_1 est plus élevé et plus mince que dans cette espèce. En revanche un rapport étroit semble exister entre le fossile de Paulhiac et une carnassière inférieure, provenant de Wintershof-West, figurée par R. Dehm (1950) sous le nom de *P. aff. pygmaeus*. Cette pièce pourrait être décrite avec les termes mêmes que nous venons d'utiliser pour le fossile de l'Agenais : le même écart la sépare de *P. pygmaeus*. Nous sommes en présence d'une forme certainement originale dont les affinités sont difficiles à préciser. La pauvreté du matériel nous interdit cependant de la considérer comme une espèce nouvelle.

Plesictis cultellatus nov. sp.
(Pl. 11, fig. 1 et 3).

Holotype — fragment de mandibule portant P_4-M_1 et l'alvéole de M_2 — (M.B., Pa 11885).
Paratype — fragment de mandibule portant P_3-P_4, M_1 cassée et M_2 (Ph. 379).
Origine du nom — Allusion à l'allure tranchante de la denture.
Localité — Paulhiac (Lot-et-Garonne).
Niveau — Aquitanien inférieur.
Diagnose — *Plesictis* de très petite taille à prémolaires basses et minces. M_1 à talonide tranchant. M_2 allongée et tranchante.

Description.

Les deux fragments de mandibule signalé ci-dessus sont les seuls spécimens que nous ayons observés. P_3 est légèrement déportée vers l'avant. Un minuscule renflement sur sa face distale correspond au deutéroconide. P_4, un peu plus grande et plus redressée, possède un deutéroconide faible, un petit tubercule accessoire antérieur et un talonide étriqué.

Sur la carnassière (4,8 mm), le trigonide est largement étalé ; le protoconide, bien enlevé, présente une face distale inclinée ; le métaconide est petit, soudé au protoconide et repoussé en arrière comme chez *Stenogale*. Le talonide est tranchant, très « stenogalien » ; il est formé par le seul hypoconide, l'entoconide étant à peu près inexistant. Cette carnassière, malgré la présence du métaconide, rappelle beaucoup celle des belettes ; on y retrouve la même allure surbaissée du trigonide et le même talonide tranchant.

M_2 a un contour ovalaire ; sa couronne est parcourue par une arête longitudinale tranchante sur laquelle pointe un petit denticule médian. Elle est portée par une seule racine. Cette dent est assez proche de son homologue chez *Paleogale* et diffère profondément de la M_2 de *Stenogale* sur laquelle le trigonide reste longtemps imprimé et qui se réduit en s'arrondissant.

Source : MNHN, Paris

Affinités.

L'origine de cette espèce demeure pour l'instant inconnue. Une fois encore, il faut faire appel à *P. pygmaeus* pour trouver une forme ancestrale convenable. Le glissement du carnassier du Quercy vers *P. cultellatus* pouvant s'effectuer par un amincissement progressif de la denture avec décroissance des prémolaires, réduction et déplacement vers l'arrière du trigonide de la carnassière, disparition de la crête entoconidienne et contraction de la première tuberculeuse. Disons tout de suite que les modifications, que nous venons de décrire, expliquent le cas général du passage d'une forme plésictienne primitive à un type stenogalien. Rien ne permet de croire que *P. cultellatus* prend véritablement sa source chez *P. pygmaeus*. Ce dernier, nous l'avons déjà souligné, représente simplement le seul *Plesictis* archaïque de petite taille que nous connaissions.

P. sicaulensis, de Coderet, a déjà « modernisé » sa carnassière par rapport aux espèces de l'Oligocène inférieur ; sa denture reste pourtant relativement épaisse et le laps de temps qui sépare Coderet de Paulhiac est trop faible pour avoir vu se dérouler les modifications aussi importantes.

On pourrait se demander pour quelles raisons nous n'avons pas rattaché notre fossile au genre *Stenogale*. La liste de caractères que nous avons donnée se superpose presque, tout au moins en ce qui concerne la carnassière, à la diagnose de *Stenogale*. Cependant les prémolaires de type mustélien et la M_1 au trigonide surbaissé de *P. cultellatus* diffèrent profondément des hautes prémolaires triangulaires et de la carnassière au trigonide « enlevé » de type félin qui donnent au *Stenogale* son allure particulière. Chez ce dernier la carnassière est seulement aplatie, chez *P. cultellatus* elle est étirée.

Pour trouver, chez les carnassiers aquitaniens de l'Agenais, une forme de proche *Stenogale*, c'est vers *Palaeogale* qu'il faudrait se tourner. Les prémolaires présentent un profil identique et il y a un passage morphologique insensible entre les deux carnassiers par disparition du métaconide de *Stenogale*. La forme de M_2, tranchante chez *Palaeogale* et arrondie chez *Stenogale*, montre cependant que nous sommes en présence d'un simple phénomène de convergence. Il peut être intéressant de noter que ces deux genres, aux allures félines, sont des formes anciennes déjà présentes dans les Phosphorites du Quercy.

P. cultellatus est donc un *Plesictis* en voie de « sténoplésictisation », c'est-à-dire sur le chemin conduisant vers une denture de plus en plus coupante. Si cette tendance devait se prolonger, par exemple par disparition du métaconide, son aboutissement normal serait un type de carnassier voisin des hermines ou des belettes et c'est, croyons nous, à partir d'une forme semblable qu'a du prendre naissance le genre *Mustela*.

Plesictis palustris Pomel 1853.

Parmi les Mustelidés de Saint-Gérand-le-Puy, Pomel (1853) décrivait une forme assez petite, *Plesictis palustris*. Il s'agissait d'une « espèce un peu plus grande que la précédente (*P. genettoides*), dont elle diffère surtout par sa tuberculeuse plus étroite d'avant en arrière, mais dilatée au bord externe. » Filhol (1879) rassemblait en une seule espèce *P. palustris*, *P. elegans* (autre espèce créée par Pomel) et *P. genettoides*, sans se douter apparemment que ce dernier provenait d'un niveau beaucoup plus ancien ; cet auteur croyait cependant nécessaire d'ajouter lui-même une nouvelle forme, *P. minimus*, dont les caractères discriminants (épaisseur légèrement plus forte de la branche horizontale de la mandibule) étaient pour le moins discutables. J. Viret (1929) donnait une diagnose plus complète de *P. palustris* (y compris *P. elegans* et *P. minimus*) : « espèce notablement plus petite que *P. lemanensis*, aux dents plus amincies ; le talon de la carnassière inférieure offre un tubercule externe élevé et tranchant. La tuberculeuse inférieure, en voie de réduction, a ses deux racines plus ou moins complètement fusionnées. »

Un fragment de mandibule de Paulhiac (MB, Pa 1067) semble correspondre tout à fait aux pièces figurées par J. Viret. Il ne porte qu'un morceau de la couronne de P_4, la carnassière, dont le trigonide est partiellement brisé, les alvéoles des trois premières prémolaires et un alvéole pour la deuxième molaire (l'état de la pièce ne permet pas de dire s'il existait un autre alvéole pour cette dent).

Source : MNHN, Paris

Sur M_1, le métaconide est petit et bien détaché du paraconide. Le talonide est étroit, coupant, profondément creusé et bordé de deux crêtes, hypoconidienne et entoconidienne, très aiguës. La présence d'un hypoconulide confère à la terminaison distale du talonide un aspect festonné typiquement plesictien.

Selon J. Viret (1929), le rameau qui conduit vers *P. palustris* aurait pu prendre son essor avec *P. pygmaeus*. Nous avons dit plus haut ce que nous pensions de ce type de filiation.

Remarque.

Les spécimens aujourd'hui attribués à *P. palustris* ne correspondent peut être pas à ceux qu'envisageait Pomel. En effet, *P. palustris* était pour lui une espèce plus grande que *P. genettoides* de Cournon. J. Viret (1929, fig. 22) a représenté une machoire inférieure provenant de Cournon et dont les dimensions s'accordent à peu près avec celles du crâne qui avait servi de type à Pomel. Or cette mandibule est légèrement plus forte que tous les spécimens connus de *P. palustris* ! Nous pensons qu'il faut résoudre ce problème en acceptant *P. palustris* tels que nous le connaissons d'après les spécimens étudiés par Filhol et Viret. Nous proposons comme néotype la mandibule de la collection Milne-Edwards (Muséum de Paris) figurée par Filhol (1879, pl. 20, fig. 2). Cette pièce correspond à un individu de forte taille.

Plesictis solidus nov. sp.
(Pl. 11, fig. 4).

Holotype — mâchoire inférieure portant P_3-M_2 d et P_1-P_4 g. (Lab. Pal. Vert., Paris, Ph. 308).
Paratype — fragment de maxillaire supérieur portant P^4-M^1 (Lab. Pal. Vert., Paris, Ph. 310).
Origine du nom — l'aspect relativement massif de la denture.
Localité — Paulhiac (Lot-et-Garonne).
Niveau — Aquitanien inférieur.
Diagnose — *Plesictis* de taille assez grande, à denture alourdie. M_1 à trigonide disjoint mais sans excès et à talonide plat. M_2 portée par deux racines, avec trigonide encore important.

En examinant les pièces de Paulhiac dont il va être question, nous avions tout d'abord songé à les rapprocher d'un carnassier de Saint-Gérand-le-Puy, *Plesictis robustus*, décrit par Pomel (1853) en ces termes : « la carnassière inférieure de cette espèce n'est pas plus longue que celle de la fouine ; mais les avant-molaires sont plus grandes, et l'espèce avait une taille de beaucoup supérieure à celle de cette espèce. L'os mandibulaire est très robuste ayant 0,015 de hauteur sous la carnassière... ». L'auteur distinguait bien cette forme de deux espèces voisines (peut être identiques entre elles), *P. croizeti* et *P. lemanensis*. En revanche Filhol (1879) regroupait, sous le nom de *P. robustus*, trois des espèces de Pomel, y compris des formes manifestement plus petites.

J. Viret, après avoir éliminé certaines des pièces que Filhol faisait entrer dans l'espèce *robustus* et n'avoir conservé que les plus grandes, discutait le rattachement de cette forme au genre *Plesictis*. Il écrivait à ce sujet : « La forme que j'étudie ici est assurément voisine de *Plesictis* au point qu'avant la découverte de la dentition supérieure, j'ai été tenté de décrire les mandibules de cette espèce sous le nom de *Plesictis robustus* Pom. J'indiquerai donc, chemin faisant, les raisons qui m'ont fait préférer l'attribution à *Amphictis*. » Ces raisons se résument en fait à l'aspect de la denture, moins tranchante que chez d'autres *Plesictis*, la présence de deux racines à la première tuberculeuse inférieure et la forte taille de la deuxième molaire supérieure. Hormis le dernier, tous ces caractères se retrouvent sur les spécimens de Paulhiac que nous maintenons pourtant dans le genre *Plesictis*. Nous verrons plus loin ce qu'il faut en penser, mais nous pouvons déjà remarquer qu'il serait étonnant que Pomel, excellent observateur, ait pu confondre deux genres qu'il avait lui-même créés. Le mustélidé de Saint-Gérand

Source : MNHN, Paris

décrit par Viret correspond, selon nous, à *Plesictis robustus*, et non à un *Amphictis* ; il présente de nombreux points communs avec *P. solidus* nov. sp. mais également certaines différences que nous noterons au fur et à mesure que nous allons décrire cette dernière espèce.

Description.

Mâchoire inférieure.

Les prémolaires hautes et piquantes, sont plus massives que chez *P. robustus* ; sauf P_1, elles possèdent deux racines. P_1 et P_2 sont simples, leurs faces mésiales et distales seulement marquées par une fine carène, mais présentent un petit talonide retroussé. Sur P_3 et surtout sur P_4 apparaît un deutéroconide haut placé tandis que le talonide s'élargit.

Le trigonide de M_1 ne dépasse pas, ou à peine, le sommet de P_4 ; il est moins disjoint que chez *P. lemanensis* et le métaconide y est plus volumineux, quoique relativement plus faible que chez les formes du Quercy. Sur le talonide, l'hypoconide, quelquefois précédé d'un petit tubercule, n'est pas très élevé ; la cuvette centrale est large, presque plate et très légèrement déversée vers l'intérieur où elle est limitée par une petite crête. La portion postérieure de ce talonide est rétrécie ; chez *P. robustus*, les crêtes du talonide sont plus aiguës et la cuvette plus profonde. M_2 possède encore un trigonide complet. Le paraconide y est indiqué par un renflement situé dans l'angle antéro-interne ; le métaconide, aussi élevé que le protoconide, est plus volumineux que lui. Le talonide occupe moins de la moitié de la surface occlusale ; il présente le même dessin que sur M_1. Cette dent est normalement biradiculée, mais, sur certains spécimens, sa couronne est un peu plus courte et elle est portée par une racine unique. La M_2 de *P. robustus* est beaucoup plus longue, le paraconide a disparu et le trigonide est réduit par rapport au talonide. Sur ce dernier, l'hypoconide est prépondérant et confère à la dent une allure tranchante.

Mâchoire supérieure.

Les prémolaires, comme à la mandibule, sont simples et hautes. La carnassière est entourée par un modeste bourrelet cingulaire, plus épais dans l'angle antéro-externe, sans que l'on puisse distinguer un véritable parastyle. Le deutérocone est petit mais bien détaché et fait saillie, vers l'intérieur, en avant de l'amphicone. M^1 est étirée transversalement. Le métacone est légèrement plus petit que le paracone ; ce dernier est prolongé, dans l'angle mésio-vestibulaire, par un parastyle bas mais très volumineux. Le protocone est petit et logé contre le bord mésial de la dent ; il est entouré, vers l'intérieur et en arrière, par un large bourrelet cingulaire. Notre matériel ne nous a pas permis de constater la présence d'une M^2 ; on sait que cette dent, présente et normalement développée chez les espèces les plus anciennes, tend à se réduire et à devenir caduque chez beaucoup d'espèces aquitaniennes.

Affinités.

Par sa denture alourdie, le talonide peu coupant de la carnassière, la M_2 à trigonide bien développé, *P. solidus* rappelle certains mustélidés archaïques du Quercy. Il s'en distingue cependant par la disjonction du trigonide, la réduction relative du métaconide de M_1 et la présence, sur quelques mâchoires, d'une seule racine pour M_2. Il est proche de *P. robustus* mais ce dernier semble converger vers les *Amphictis* par l'allongement démesuré de la deuxième molaire inférieure ; toutefois ses affinités plésictiennes se manifestent toujours par le tranchant du talonide des molaires et le relief vigoureux du trigonide de M_2. Avec ces deux espèces nous sommes dans une « zone morphologique » où les *Plesictis* se rapprochent d'*Amphictis*, parallélisant quelque peu leurs tendances. Certains détails structuraux permettent cependant de faire la séparation entre les deux groupes.

Une forme affine de *P. solidus* se retrouve à Laugnac.

1 564 038 6

Source : MNHN, Paris

Plesictis aff. *solidus* nov. sp.
(Pl. 12, fig. 1-2).

Le gisement de Laugnac a fourni quelques restes appartenant à un Mustélidé qui nous paraît se rattacher à l'espèce de Paulhiac, *P. solidus*.

Les prémolaires inférieures sont un peu plus hautes et plus piquantes. La carnassière a conservé un trigonide à peu près identique, mais son talonide est légèrement plus court. Comme chez *P. solidus*, la première tuberculeuse inférieure possède une ou deux racines.

Plesictis laugnacensis nov. sp.
(Pl. 12, fig. 5).

Holotype — Hemimandibule gauche portant P_3-M_1 (F.S.M., Lg. M 9).
Paratype — Hemimandibule droite portant P_4 cassée. M_1-M_2 (F.S.M., Lg. M 10).
Origine du nom — Du gisement de Laugnac.
Localité — Laugnac (Lot-et-Garonne).
Niveau — Aquitanien supérieur.
Diagnose — *Plesictis* de taille moyenne à prémolaires triangulaires et munies d'un tubercule basa antérieur. La carnassière possède un trigonide étalé et un talonide petit et creux. M_2 réduite.

Description.

Les prémolaires sont basses et triangulaires, avec un petit denticule basal antérieur et un talonide retroussé. P_4 porte en outre un deutéroconide placé assez bas. M_1 possède un trigonide disjoint dans le métaconide se dispose très en retrait et se soude plus ou moins au protoconide. Le talonide est étroit, moyennement creusé et retroussé ; hypoconide et entoconide, séparés du trigonide par une dépression, viennent buter l'un contre l'autre en arrière en donnant une muraille bilobée. M_2 possède une couronne arrondie sur laquelle on distingue bien protoconide et métaconide, ce dernier légèrement décalé vers l'arrière. Ces deux tubercules sont unis par des crêtes basses qui courent tout autour de la dent, le long des bords mésial et distal, en délimitant des fossettes peu profondes.

Ce type de denture rappelle beaucoup celle qui existe dans le genre *Stenoplesictis*.

Rapports avec les formes voisines.

— Avec les Plesictis aquitaniens.

Les grands *Plesictis* de l'Aquitanien, *P. robustus* et *P. solidus*, par leur allure massive et leur longue M_2, s'éloignent très nettement de *P. laugnacensis*. Chez *P. lemanensis*, plus léger que les formes précédentes, les structures demeurent encore plus épaisses que chez le *Plesictis* de Laugnac. Les prémolaires sont plus courtes, plus hautes, sans denticule antérieur. Le trigonide de la carnassière est moins tranchant, le métaconide plus gros ; le talonide est plus important. Sur M_2 le trigonide est encore complet et il existe un petit talonide.

Nous avons eu l'occasion d'examiner la mâchoire inférieure d'un *Plesictis* provenant du gisement de Bouzigues et assez proche, semble-t-il, de *P. vireti* de Wintershof-West. La quatrième prémolaire est plus haute et plus courte que sur l'animal de Laugnac, le deutéroconide se trouve situé plus haut et les denticules cingulaires, antérieur et postérieur, sont moins développés. Le métaconide de M_1 est plus gros et en position plus avancée, le talonide plus volumineux. La M_2 est plus longue. Les mêmes caractères se retrouvent chez *P. palustris*. *Plesictis laugnacensis* possède une dentition

Source : MNHN, Paris

plus tranchante que toutes ces formes ; en revanche elle est moins affutée que sur une petite forme comme *P. cuttellatus*. On voit ainsi, chez les *Plesictis* aquitaniens, le passage progressif, par des modifications légères, d'un type de denture à un autre, sans solution importante de continuité. L'écart est faible de *P. robustus* à *P. solidus*, de même de ce dernier à *P. croizeti* puis *P. lemanensis*, *P. palustris*, *P. laugnacensis* et *P. cuttellatus*.

— Avec le genre *Stenoplesictis*.

Le genre *Stenoplesictis* apparaît dans les Phosphorites du Quercy où il est représenté par deux espèces, *S. cayluxi* et *S. minor*. Les mandibules répondent presque à la diagnose que nous avons donnée pour *P. laugnacensis*. Les prémolaires présentent un profil identique mais elles sont plus minces. Le trigonide de la carnassière est aussi plus coupant ; le paraconide est plus court et sétend dans un plan plus proche de l'axe longitudinal ; le métaconide est plus petit, mieux détaché du protoconide mais moins repoussé en arrière. Le talonide est plus court. *Stenoplesictis*, dès le niveau des poches à Phosphates du Quercy, va plus loin que *P. laugnacensis* dans le sens de l'acquisition d'une dentition tranchante. On ne peut pas faire dériver le carnassier de Laugnac de *Stenoplesictis* dont les dents, et en particulier la carnassière, présentent des modifications plus profondes. Malgré des analogies frappantes, ces deux formes sont bien séparées. On reste malgré tout confondu devant un phénomène de convergence qui entraine les membres de deux familles différentes, Mustélidés *(Plesictis)* et Viverridés *(Stenoplesictis)*, vers un type morphologique presque identique.

Genre *AMPHICTIS* Pomel 1853.

Le genre *Amphictis* fut créé par Pomel pour des carnassiers provenant de Langy, dans le bassin de Saint-Gérand-le-Puy. Il écrivait : « Le caractère principal de cette coupure générique est dans la forme de la tuberculeuse inférieure très développée et portée par deux racines distinctes ; cette dent montre au tiers antérieur une crête transversale divisée en deux tubercules, limitant une fossette antérieure et un talon creux, semblable à celui d'une carnassière. La carnassière ressemble aux dents analogues des *Viverra*, mais elle est assez petite, peu élevée à la couronne, dont le talon est entouré d'une crête interne assez forte. Les avant-molaires sont peu armées de tubercules ». Les spécimens ayant servi de modèles à Pomel ont disparu et Filhol (1879) ne rapportait à ce genre que des mandibules édentées, sans grand intérêt. Gervais signala la présence d'*Amphictis* dans le Quercy et figura une mandibule (1876, pl. 13, fig. 10) sous le nom d'*A. ambiguus*. Schlosser (1887), comme plus tard Viret, décrivait des spécimens de Saint-Gérand-le-Puy qui ne correspondaient pas à la diagnose de Pomel, et que, de notre côté, nous avons attribué à *Plesictis robustus*. En effet nous avons sous les yeux des mâchoires utilisées par J. Viret (1929, pl. 14, fig. 9 et 10) et dont l'une correspondrait selon Filhol (1879) à un *Plesictis robustus* typique. Le talonide de la M_2 est loin d'être « creux » comme l'indique Pomel ; l'entoconide, à peine marqué sur la pièce de la figure 9, est totalement absent sur celle de la figure 10. Dans les deux cas, l'hypoconide est hypertrophié et tranchant. Pomel n'aurait pu commettre une telle erreur de diagnose. Il semble donc que jusqu'à présent aucun *Amphictis* de Saint-Gérand n'ait été figuré. Pour avoir une idée du genre *Amphictis*, nous n'avons que les descriptions de Pomel et les spécimens trouvés dans les Phosphorites du Quercy et rapportés à ce genre.

Quelques restes de dentitions inférieures, trouvés dans le gisement de Laugnac, répondent, d'un point de vue morphologique, à la définition donnée par Pomel et correspondent parfaitement aux spécimens du Quercy figurées par Gervais (1876) et Teilhard de Chardin (1915). Leur taille est cependant un peu trop faible par rapport aux chiffres énoncés par Pomel au sujet des espèces de Saint-Gérand-le-Puy, et, devant l'absence de tout spécimen provenant de l'Allier, il nous paraît nécessaire de créer, pour ces carnassiers, une espèce particulière.

Source : MNHN, Paris

Amphictis aginensis nov. sp.
(Pl. 13, fig. 2 et 3).

Holotype — Mandibule portant C cassée, P_2-M_2 du côté gauche et P_2-M_2 du côté droit (F.S.M., Lg., M 14).

Origine du nom — de l'Agenais.

Localité — Laugnac (Lot-et-Garonne).

Niveau — Aquitanien supérieur.

Diagnose — *Amphictis* de taille assez grande. Carnassière inférieure à trigonide légèrement disjoint et talonide long et creux. M_2 modérément allongée, à talonide creux, portée par deux racines.

Description.

Les prémolaires sont petites, contiguës et faiblement denticulées. Une petite carène parcourt leur face distale jusqu'à un tout petit talonide, mieux marqué sur P_4. On observe aussi un petit deutéroconide sur cette dernière et un rudiment de ce denticule sur P_3.

La carnassière est basse et trapue. Le trigonide évoque celui des *Amphicynodon* à dentition épaisse (forme A, de Teilhard de Chardin), mais il est légèrement disjoint. Le talonide présente une fossette allongée bordée par deux crêtes d'importance à peu près égale ; il est aussi large que le trigonide.

M_2 présente un contour ovoïde. Elle n'a plus de paraconide. Métaconide et protoconide n'ont qu'un relief assez faible et se trouvent sur un même plan transversal ; ils sont précédés par une petite dépression. Le talonide est long et semblable à celui de M_1.

Amphictis aginensis rappelle certains spécimens d'*Amphictis ambiguus* dont les maxillaires inférieurs ont été figurés par Teilhard de Chardin (1915, pl. 6, fig. 8-10). Mais sa taille est un peu plus faible et le trigonide de la carnassière un peu plus ouvert. La M_2 est aussi un peu plus courte que celle d'*A. ambiguus*, mais plus allongée que celle d'*Amphicynodon*.

Dans le gisement burdigalien de Wintershof-West, R. Dehm (1950) a découvert des carnassiers de petite taille qui rappellent les formes de Laugnac. Il s'agit des genres *Broiliana* et *Stromeriella*, chez lesquels on retrouve des prémolaires peu développées, des carnassières basses, épaisses, au trigonide relativement trapu et au talonide allongé, des deuxièmes molaires inférieures hypertrophiées. Tous ces caractères se rencontrent, à un degré moindre, sur les *Amphictis* de l'Aquitanien supérieur.

CONCLUSIONS SUR LA FAMILLE DES MUSTÉLIDÉS

Dès qu'ils apparaissent à nos yeux, dans les poches à phosphates du Quercy, les Mustélidés constituent un ensemble diversifié, présentant un chatoiement d'adaptation qui les conduit des formes à denture coupante, difficiles à séparer, d'un point de vue morphologique, des Viverridés félinoïdes primitifs, jusqu'aux espèces aux dents lourdes et massives qui rejoignent certains carnassiers que l'on se plaît à rapprocher des Procyonidés. Les Mustélidés du premier groupe, qui tendent à acquérir une dentition plus mince et plus tranchante, sont les plus nombreux. A partir du genre *Plesictis*, que l'on peut considérer comme un type moyen, on passe à *Stenogale*, dont la carnassière possède un trigonide aplati, un métaconide régressé et un talonide réduit, pour arriver à *Palaeogale*, qui n'a plus de métaconide sur la M_1 inférieure. Fait curieux, chez des formes bien différentes, dont l'arrière-crâne dénote les affinités vivériennes, on observe une même série morphologique. *Stenoplesictis* correspond à peu près à *Plesictis* (tout au moins aux espèces les plus « félines » du genre, comme *P. stenogalinus*), *Haplogale* réédite *Stenogale* et *Proailurus*, terme extrême de la série, représente *Palaeogale*.

Source : MNHN, Paris

Après une certaine lacune de nos connaissances, qui correspond approximativement à la fin de l'étage Stampien, nous retrouvons, avec l'Aquitanien, un bouquet serré de lignées mustéliennes. Parmi elles, nous reconnaissons les deux mêmes tendances que nous venons d'évoquer à propos des espèces du Quercy. Les genres *Palaeogale* et *Stenogale* existent toujours mais nous avons vu, à propos du premier, que ces formes se trouvent dans une impasse du point de vue évolutif et que ce n'est pas en leur sein qu'il faut rechercher les éléments ancestraux des Mustélidés modernes. Au niveau de l'Aquitanien la sève évolutive se concentre et circule à l'intérieur du genre *Plesictis*. Ce dernier réalise seul toute une gamme morphologique qui montre sa puissance d'adaptation. Certaines espèces pourraient s'orienter vers les formes modernes et nous avons déjà noté les affinités qui existent entre *P. cuttellatus* et les belettes actuelles. De l'autre côté de l'éventail des formes plésictiennes, *P. solidus* et surtout *P. robustus* viennent mimer les *Amphictis* du début de l'Oligocène ; mais ils n'arrivent pas, semble-t-il, à se débarrasser de leur ascendance plésictienne et leur denture conserve, ou accentue, malgré l'allongement démesuré de la deuxième molaire, un certain caractère tranchant. Ces formes paraissent s'être éteintes sans laisser de descendance.

Les *Plesictis*, malgré leurs variations, forment un ensemble très homogène. Entre les formes anciennes du Quercy et les espèces aquitaniennes, la transition est graduée et il est impossible d'introduire entre les deux ensembles une séparation taxonomique. Certains caractères pourraient être utilisés à cet effet, citons par exemple le nombre des molaires supérieures, l'écartement du trigonide de la carnassière inférieure ou la réduction de la deuxième molaire inférieure. Mais aucun n'est vraiment absolu. En outre, chacun se réalise de façon indépendante à l'intérieur de lignées déjà différenciées, sans doute au début de l'Oligocène. Introduire un nom supplémentaire reviendrait à séparer arbitrairement une lignée des autres et occulterait le phénomène, qui nous paraît essentiel, d'évolution d'ensemble des *Plesictis* pendant l'Oligocène.

Auprès des *Plesictis*, nous retrouvons, à l'Aquitanien, le genre *Amphictis*. Il est représenté par une espèce, plus primitive par certains traits que celles qui apparaissent dans les Phosphorites (M_2 moins allongée). Les liens possibles entre elle et les genres *Broiliana* et *Stromeriella* laissent penser que, comme certains des *Plesictis* qui lui sont contemporains, *A. aginensis* peut assurer un relais sur le chemin des formes plus modernes.

On ne peut clore ce chapitre sans parler de certaines recherches (voir de Beaumont, 1968) qui amènent à rapprocher *Plesictis*, *Broiliana* et *Stomeriella*, non des Mustélidés, mais des Procyonidés. Après une étude détaillée de l'anatomie crânienne de ces animaux, l'auteur met en lumière certains traits de ressemblance entre ceux-ci et les représentants actuels ou fossiles de cette dernière famille. D'un autre côté, il nous paraît difficile de nier les affinités qui existent entre *Plesictis* et certains Mustélidés modernes. Si les points communs relevés entre Procyonidés, *Broiliana* et *Plesictis* ne sont pas fortuits, il faudrait admettre qu'au niveau de l'Aquitanien la dichotomie entre Mustélidés et Procyonidés n'est pas encore devenue effective. Les genres que nous avons classés au cours de ce travail avec les Mustélidés, devraient alors être rangés dans une famille particulière rassemblant les ancêtres des deux familles actuelles. Cette famille pourrait être celle des Amphicynodontidés (voir de Bonis, 1969). A partir d'elle, une première explosion évolutive aurait donné une première vague de carnassiers, constituant un camaieu de formes répandues sur la scène biologique dans des niches écologiques qui correspondaient sans doute à celles remplies actuellement par les Mustélidés et les Procyonidés. Les termes extrêmes de l'éventail, *Stenogale* et *Palaeogale* d'un côté, *Pachycynodon* de l'autre avortent sans descendance (de Bonis, 1966). Les individus moins spécialisés, *Plesictis* et quelques *Amphictis*, forment alors un foyer qui commence à s'embraser pendant l'Aquitanien et s'épanouit pour donner peut-être naissance à certaines espèces actuelles.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES FELIDÉS

Genre *PROAILURUS* Filhol 1879.

Proailurus lemanensis Filhol 1879.
(Pl. 12, fig. 3-4 et Pl. 13, fig. 1).

1913 — *Proailurus lemanensis* Filhol — Vasseur.
1929 — *Proailurus lemanensis* Filhol — Viret.
1948 — *Proailurus lemanensis* Filhol — Richard.

Le genre *Proailurus* fut créé par Filhol (1879) lors de son étude des Mammifères de Saint-Gérand-le-Puy. Il y incluait deux espèces, *P. julieni*, rattaché depuis au genre *Stenogale*, et *P. lemanensis*. Ce dernier, considéré par l'auteur comme un Félidé, était rapproché du genre « *Aelurogale* » (= *Nimravus*) dont il différait par la présence d'un métaconide rudimentaire sur la carnassière inférieure. Dans un autre mémoire (1880), Filhol comparait *P. lemanensis* au Cryptoprocte, carnassier actuel vivant à Madagascar, et envisageait une filiation directe entre les deux formes. Plus tard, il signalait le genre *Proailurus* dans les Phosphorites du Quercy où il était représenté par deux espèces, *P. julieni* et *P. medius* ; la première appartient, nous l'avons vu, au genre *Stenogale* et Schlosser créa pour la seconde le genre *Haplogale*. La présence dans les Phosphorites d'un *Proailurus* proche de *P. lemanensis* fut mise en évidence par Teilhard de Chardin (1915), qui figurait des mandibules peu différentes de celles de Saint-Gérand. J. Viret (1929) a relevé le premier les affinités qui existent entre les genres *Proailurus* et *Pseudaelurus*. Exception faite toutefois des formes du Quercy que Filhol rangeait autrefois dans ce dernier genre (« *Pseudaelurus* » *edwarsi*) et qui, comme l'a montré J. Piveteau (1931), appartiennent en fait au genre *Nimravus*. Le passage d'un genre à l'autre se fait de façon insensible par réduction du nombre des prémolaires et effacement progressif du métaconide et du talonide de la carnassière inférieure.

Par la structure de leur base du crâne (type « viverrien ») ces deux genres appartiennent encore aux Paléofélidés. Ils constituent cependant un ensemble particulier, au sein de ce dernier groupe, et, pour certains auteurs, ils représenteraient une souche possible pour les Félidés modernes.

Description.

La mâchoire inférieure porte normalement quatre prémolaires. La première, petite et pourvue d'une seule racine, peut tomber très tôt et son alvéole se refermer. P_2, P_3 et P_4 sont hautes ; les deux dernières possèdent deux tubercules accessoires, antérieur et postérieur. La carnassière présente un trigonide largement disjoint ; paraconide et protoconide forment des lames tranchantes et le métaconide, rejeté très en arrière, est extrêmement réduit. Le talonide est petit mais toujours bien marqué. M_2 offre l'aspect d'un petit bouton arrondi ; elle ne possède qu'une racine.

A la mâchoire supérieure, la canine a une racine courte et une couronne longue et effilée. La carnassière est allongée et porte un tubercule interne petit mais bien détaché ; la carène antérieure de l'amphicone se termine au niveau du collet, par un petit tubercule parastylaire situé dans l'axe longitudinal de la dent. M_1, très réduite, est étirée transversalement.

Nous avons rencontré *P. lemanensis* dans les gisements de Paulhiac et Laugnac sans relever de différences nettes entre les spécimens provenant de ces deux localités. Teilhard de Chardin avait déjà noté les ressemblances étroites qui existaient entre les pièces des Phosphorites du Quercy et celles de Saint-Gérand. En ce qui concerne les niveaux postérieurs à l'Aquitanien, Viret a fait remarquer que seules des nuances séparaient les genres *Proailurus* et *Pseudaelurus*. Il apparaît donc que l'évolution de cette lignée est extrêmement lente pendant l'Oligocène et une partie du Miocène.

Source : MNHN, Paris

FAMILLE DES VIVERRIDÉS

Genre *HERPESTIDES* de Beaumont 1967.

Le genre *Herpestides* a été créé par G. de Beaumont après une révision des formes de Saint-Gérand-le-Puy jusque là décrites sous le nom d'*Herpestes*. L'auteur résume brièvement les principales phases qui jalonnent l'étude de ces fossiles.

La première représentation d'une pièce référable à ce genre est due à Blainville (1842) qui figurait une mâchoire supérieure provenant de Saint-Gérand sous le nom de *Viverra antiqua*. Plus tard Pomel (1853) rattachait cette mâchoire au genre *Herpestes* et décrivait une nouvelle espèce *H. lemanensis*, un peu plus grande que la précédente ; il créait en outre, pour un spécimen provenant de Vaumas, *H. primaeva*. Selon Filhol (1879), il serait possible de distinguer trois formes différentes parmi le matériel de Saint-Gérand-le-Puy. Aux deux espèces reconnues par Pomel, il ajoutait *H. priscus*. Schlosser distinguait également plusieurs espèces dans le bassin de l'Allier. Mais pour J. Viret (1929), il n'existe pas plus de deux espèces, que l'auteur sépare par des considérations de taille : *H. antiquus* présente des dimensions plus modestes que celles de *H. lemanensis*, mais J. Viret avoue n'avoir pu établir une distinction tranchée entre les deux. Enfin, à la suite d'une étude portant sur plusieurs crânes, une trentaine de maxillaires supérieurs et une centaine de mandibules, G. de Beaumont (1967) conclut « nous ne pouvons reconnaître avec sureté dans le bassin de Saint-Gérand qu'une seule espèce *(Herpestes antiquus)* très variable en taille et en morphologie ».

C'est à cette même espèce que nous avions d'abord référé deux portions de mandibules et deux fragments de maxillaires d'un Viverridé provenant de Laugnac. Certaines différences nous ont cependant amené à créer pour ces restes une espèce nouvelle *Herpestides collectus* nov. sp. Le matériel dont nous disposons ne permet pas une détermination précise au niveau du genre. La denture des genres actuels de Viverridés est souvent construite à partir d'un plan de base assez monotone, mais à l'intérieur d'un même genre ce plan est soumis à de multiples variations de détail. Sur les formes fossiles, souvent mal représentées, il est difficile de faire la part de ce qui revient à la variation intragénérique ou de ce qui dépend des différences intergénériques. Le genre *Herpestides* a été fondé à partir d'éléments parmi lesquels l'anatomie du crâne occupait une place prépondérante. En attendant les compléments d'information que nous apporterait l'étude de la boîte crânienne, nous avons jugé préférable de réunir le fossile de Laugnac et l'espèce de Saint-Gérand au sein d'un même genre.

Herpestides collectus nov. sp.
(Pl. 14).

Holotype — hémimandibule gauche portant P_3-M_2 (F.S.M., Lg. M 5).

Paratype — fragment de maxillaire supérieur portant P^3-M^1 (F.S.M., Lg. M. 7).

Station — Laugnac (Lot-et-Garonne).

Origine du nom — De forme trapue.

Diagnose — *Herpestides* de petite taille à denture épaisse. Protoconide de M_1 peu élevé. Paracone et métacone de M^1 de même taille.

1913 — *Herpestes* n.sp., voisine de *H. antiquus* Pomel — Vasseur.
1913 — *Herpeste* n.sp., voisine de *H. lemanensis* Pomel — Vasseur.
1929 — *Herpestes* cf. *lemanensis* Pomel — Viret.
1948 — *Herpestes lemanensis* Pomel — Richard.

Source : MNHN, Paris

Description.

Nous insisterons, dans cette description, sur les caractères qui rapprochent ou qui éloignent *Herpestides collectus* de *H. antiquus*.

Mâchoire inférieure.

Comparées à leurs homologues chez H. *antiquus* les prémolaires sont épaisses, boursouflées et dissymétriques, la partie postérieure de leur couronne étant plus développée que l'antérieure. P_2 est simple et porte seulement deux fines arêtes, mésiale et distale. P_3, un peu plus grande, présente en outre un deutéroconide minuscule, placé à mi-hauteur, et un tout petit talonide. Sur P_4, on distingue un tubercule accessoire antérieur assez faible, un deutéroconide bien marqué et un petit talonide. A l'inverse de celles de *H. antiquus*, aucune de ces prémolaires ne présente de bourrelet cingulaire.

La carnassière montre un trigonide plus groupé que celui de son homologue cbez *H. antiquus*. Le protoconide est plus bas, il ne dépasse pas, ou à peine, les deux autres cuspides, ni le sommet des deux dernières prémolaires. Les trois tubercules principaux sont épais et coniques ; paraconide et protoconide ne forment pas le tranchant qui existe chez *H. antiquus* ; comme dans cette dernière espèce, un léger cingulum borde la face vestibulaire de ces deux cuspides. Ce trigonide rappelle celui d'*Amphicynodon*, mais les tubercules sont plus déliés, se détachent mieux les uns des autres. Par rapport à celui d'*H. antiquus*, le talonide est plus étroit et moins creusé ; un plus grand espace sépare le métaconide de l'entoconide, ce dernier étant un peu plus élevé et plus robuste que l'hypoconide. L'hypoconulide reste au contact de l'entoconide, mais il est plus nettement séparé de l'hypoconide que chez *H. antiquus*. Cet hypoconide enfin, au lieu d'être à la hauteur de l'entoconide, est légèrement décalé vers l'avant.

La seule M_2 que nous possédions, est brisée dans sa portion antéro-externe. Le métaconide est bien développé et le talonide reproduit avec fidélité la disposition que nous avons examinée sur M_1.

Mâchoire supérieure.

P^3 est plus épaisse que son bomologue chez *H. antiquus*, l'axe mésio-distal forme un angle plus accusé avec le plan sagittal. L'arête antérieure se recourbe rapidement vers l'intérieur pour aboutir, au niveau du collet, vers le milieu de la face linguale ; chez *H. antiquus*, cette arête se termine, dans l'angle antéro-interne, par un petit tubercule. Un tubercule homologue se retrouve sur les fossiles de Laugnac, mais il est indépendant de l'arête antérieure et se dispose dans l'angle antéro-externe. Sur les P^3 de l'espèce de Limagne existe une petite cuspide basale placée au milieu de la face interne, ici cette cuspide est repoussée plus en arrière. L'arête postérieure se termine par un petit mamelon, moins saillant que celui qui se trouve sur les pièces de l'Allier.

La carnassière est plus épaisse et plus courte que celle d'*H. antiquus*, essentiellement par réduction du tritocone ; le tubercule principal (amphicone) est moins tranchant, le parastyle est relativement plus gros et mieux dégagé, le deutérocone, d'allure parfaitement conique, se détache plus nettement. Il est flanqué de part et d'autre de deux denticules, nés du cingulum, qui n'existent pas sur les spécimens de la Limagne. Le cingulum interne est plus effacé sur les dents de Laugnac.

M^1 montre un contour triangulaire. Elle est moins étirée transversalement que chez *H. antiquus*. Les tubercules externes, paracone et métacone, sont de même taille et se trouvent à peu près à la même hauteur et le bord externe n'est pas aussi fuyant que celui des M^1 de l'Allier. Dans l'angle antéro-externe, on note un petit tubercule parastylaire qui fait défaut chez *H. antiquus*. Il n'y a pas de paraconule et le métaconule est beaucoup moins net que celui de l'espèce de Saint-Gérand. Enfin cette dent est totalement dépourvue de cingulum interne.

Nous ne sommes pas loin de penser que toutes les différences que nous venons de relever pourraient justifier une séparation d'ordre générique entre *Herpestides antiquus* et les fossiles de Laugnac. Mais ces derniers nous paraissent complètement isolés. Nous n'avons pu les relier aux autres Viverridés de la fin de l'Oligocène ou du début du Miocène, et, plutôt que de créer un genre nouveau, il était préférable de les rattacher au genre *Herpestides* avec lequel ils présentent malgré tout de nombreux points communs.

Source : MNHN, Paris

ORDRE DES PERISSODACTYLES

FAMILLE DES RHINOCÉROTIDÉS

Les Rhinocéros constituent un des éléments les plus caractéristiques de la faune de Mammifères de l'Oligocène, en Europe occidentale. Leur origine serait à rechercher, selon L. Radinsky, auprès de familles de *Tapiroidea* primitifs de l'Eocène moyen d'Amérique du Nord. Déjà, à la fin de l'Eocène, les Rhinocéros sont séparés en plusieurs lignées se distinguant surtout par le degré de réduction et la différenciation des dents frontales, incisives et canines. Les formes qui apparaissent dans nos régions comprennent des types à canines bien développées et dressées et d'autres types chez lesquels prédominent la première incisive supérieure et la deuxième incisive inférieure, les autres dents frontales tendant à se réduire et à disparaître. Le deuxième groupe, qui appartient à la famille des *Rhinocerotidae* au sens strict, reste seul représenté à la fin de l'époque oligocène.

La systématique détaillée des Rhinocérotidés pose un certain nombre de problèmes particuliers. Il est courant, en Paléontologie des Mammifères, de rechercher les critères discriminants entre les divers genres ou espèces sur les dents de la portion jugale des mâchoires. Malheureusement, dans le groupe qui nous intéresse, nous nous heurtons à une grande monotonie structurale des prémolaires et des molaires. Sur la mandibule, le dessin des dents jugales postérieures est très simple, puisqu'il comprend seulement un trigonide en forme de V, suivi d'un deuxième lobe en forme de croissant dont la partie antérieure vient buter contre la crête qui unit le protoconide au métaconide. A la mâchoire supérieure, les molaires comprennent trois éléments fondamentaux, l'ectolophe, le protolophe et le métalophe. Ces éléments se différencient également sur les prémolaires des formes relativement évoluées ; c'est le cas de toutes les espèces de l'Aquitanien. A ces trois crêtes principales, viennent s'adjoindre des formations accessoires placées à l'intérieur de la vallée centrale, entre paralophe et métalophe. Tout d'abord apparaît un renflement de la paroi postérieure du paralophe, c'est l'anté-crochet. Par la suite nous assistons à la naissance d'une crête à partir de la face antérieure du métalophe, le crochet. Enfin, un autre diverticule, la crista, émane de l'ectolophe. Ces divers éléments peuvent se rejoindre et, à partir d'un certain stade d'usure, fusionner en donnant naissance à des fossettes. L'ordre d'apparition que nous venons de mentionner semble être le même dans toutes les lignées. Par suite, l'ante-crochet peut s'amenuiser et même disparaître complètement.

Un autre caractère peut permettre de juger du degré d'évolution d'une forme donnée, c'est la présence et le développement du bourrelet cingulaire. Il nous est apparu que celui-ci présentait une tendance à s'estomper au fil des générations. Cependant ce dernier trait paraît bien être indépendant de ceux que nous avons précédemment énoncés. En effet, nous pourrons reconnaître un cingulum important sur des dents jugales possédant déjà de nombreux diverticules accessoires ; inversement, une struture relativement simple pourra s'accommoder d'un bourrelet basal bien modeste.

Ces différentes transformations, qui compliquent le dessin occlusal et améliorent sans doute le rôle de meules joué par les dents jugales, s'accompagnent d'une augmentation de la hauteur des couronnes dentaires. Mais l'hypsodontie est un caractère difficile à apprécier. Elle ne peut être mesurée que sur les dents fraîches, l'usure de la couronne rendant caduque toute mesure de hauteur ; en outre, pour pouvoir apprécier l'amplitude des écarts au sein d'une même population, il faut accumuler un grand nombre de mesures. Les faibles variations de hauteur observées au cours de l'Aquitanien, jointes à la pauvreté de nos échantillons, nous ont interdit d'utiliser ce critère.

Source : MNHN, Paris

La détermination des molaires de Rhinocéros est rendue difficile par la similitude des transformations qui se manifestent dans les différentes lignées. Chacune d'elles passe par une même suite de stades morphologiques. Il ne peut donc être question de définir une série phylétique par quelques caractéristiques odontologiques telles que cingulum, crochet etc... Ces dernières ne constituent que des étapes dans l'histoire de cette lignée.

La taille de l'animal pourra aussi être utilisée dans un but taxonomique. Mais ce caractère varie beaucoup chez les Rhinocéros et, le dimorphisme sexuel aidant, il est souvent délicat de séparer avec netteté deux groupes dont les dimensions extrêmes se recouvrent plus ou moins.

Enfin, la présence (ou l'absence) de cornes joue un certain rôle dans la classification. Nous ne discuterons pas la valeur objective d'un tel critère, mais il nous paraît nécessaire de faire quelques remarques. Tout d'abord son utilisation n'est que rarement possible. La trouvaille d'un crâne de Rhinocéros pourvu de ses os nasaux reste chose exceptionnelle. De plus, il semble acquis que chaque lignée de Rhinocéros commence son histoire par des formes inermes, les appendices nasaux ou frontaux apparaissent au cours de l'évolution dans plusieurs phylums différents. De ce fait la présence, et surtout l'absence, de ces attributs ne peuvent être utilisées pour définir une lignée phylétique. Par exemple le genre *Aceratherium* ne possèderait pas de corne, par définition pourrait-on dire ; or Osborn a montré que les formes terminales du groupe portaient probablement une corne frontale. Il a aussi été démontré, chez les Dicérathères d'Amérique du Nord, que les appendices nasaux peuvent ne constituer qu'un caractère sexuel secondaire ; des femelles parfaitement inermes correspondent parfois à des mâles pourvus de cornes.

Toutes ces particularités rendent délicate la détermination des Rhinocéros fossiles et expliquent la confusion relative qui règne dans la taxonomie de cette famille. Le grand paléontologue suisse Stehlin (1925) écrivait « A en juger d'après l'assurance avec laquelle certains auteurs ont attribué des noms spécifiques aux restes les plus insignifiants de Rhinocéros fossiles, on pourrait croire que la détermination des animaux de ce groupe est chose aisée. Ceux qui se sont sérieusement occupé de ce sujet savent que le contraire est vrai ... Les molaires et les prémolaires inférieures qui abondent dans les gisements et dans les collections sont, à quelques exceptions près, d'une monotonie désolante ».

Or, chose étonnante, les ossements des membres n'ont jamais été utilisés pour faciliter la reconnaissance des Rhinocérotidés. Les travaux de Cuvier sur les Paléothères du gypse de Montmartre avaient montré tout l'intérêt qui se dégageait de l'étude des membres dans certains groupes de Périssodactyles. Les différentes espèces, décrites par le grand naturaliste, furent définies à partir des ossements des pattes et les noms donnés par Cuvier (*latum, crassum, medium* etc...) se réfèraient de façon explicite à la structure du squelette appendiculaire. Un examen des espèces actuelles de Rhinocéros nous a permis de constater que chaque forme possédait une structure particulière, surtout en ce qui concerne les portions distales des pattes, carpe et métacarpe, tarse et métatarse. Notre premier travail a donc consisté à essayer de reconstituer les membres des formes disparues à partir des éléments que nous possédions. Dans cette entreprise, les fouilles que nous avons effectuées dans le gisement de Paulhiac ont apporté une contribution fondamentale. Les conditions de dépot propre à ce gisement, dans lequel les ossements semblent avoir été enfouis dans un milieu tranquille sans avoir subi de longs déplacements, permettent de mettre au jour assez souvent des éléments osseux étroitement associés sinon même en connection anatomique. Cette particularité nous a facilité l'assemblage et la détermination des os isolés.

La deuxième partie de notre étude a consisté à restituer à chaque type de membre les pièces odontologiques correspondantes. Là aussi, nous avons été aidé par certaines associations entre des os des membres et des mâchoires.

Les Rhinocérotidés de l'Aquitanien appartiennent à quatre types structuraux bien définis. Les différences essentielles entre ces quatre groupes reposent sur l'anatomie du squelette appendiculaire. Les caractères discriminants que nous avons pu mettre en évidence paraissent stables dans chacune des quatre lignées. Toutes les fois que nous avons pu retrouver les ancêtres ou les descendants d'une forme aquitanienne, nous avons pu constater l'identité du type structural des membres le long d'un même phylum. En revanche les caractères odontologiques n'étaient jamais semblables.

Source : MNHN, Paris

Les quatre types structuraux.

• Le type le plus facile à reconnaître appartient au genre *Brachypotherium*. Il abonde dans le gisement de Laugnac. C'est le plus robuste des Rhinocéros aquitaniens. Les membres sont particulièrement massifs avec des métapodes larges et plats. La main est tétradactyle alors que la patte postérieure n'a conservé que trois doigts fonctionnels.

• Le genre *Aceratherium* offre un contraste saisissant avec le précédent par la gracilité de son squelette. De taille aussi élevée que *Brachypotherium*, il s'en distingue par des métapodes allongés qui dénotent une bonne adaptation à la course. La main demeure cependant tétradactyle.

• Une forme plus petite tient le milieu entre les deux que nous venons de signaler par les proportions de ses membres, il s'agit du genre *Diceratherium*. La patte antérieure est tridactyle et présente des proportions bien équilibrées.

• Le dernier type appartient au genre *Dicerorhinus*. Proche par sa hauteur du précédent, il s'en écarte par l'allure élancée de ses métapodes. Comme *Aceratherium*, *Dicerorhinus* était mieux adapté à la course que les Rhinocéros actuels ; en outre, chez lui, la main était déjà tridactyle.

Genre *BRACHYPOTHERIUM* Roger 1904.

Les Brachypothères, animaux lourds et massifs, parallélisent sur l'ancien continent la lignée nord-américaine des *Teleoceras*. Ils apparaissent à la fin du Stampien par des formes épaisses, certes, mais encore sans excès. La brachypodie va aller en s'accentuant au cours du Miocène et les formes terminales, aux membres hypertrophiés, menaient peut être au bord des cours d'eau, des lacs ou des marécages, un mode de vie proche de celui des Hippopotames. Rien n'indique cependant qu'ils aient pu être aussi inféodés au milieu aquatique que ces derniers. Leur origine exacte reste encore nimbée d'un halo d'incertitude. Il paraît probable qu'ils s'enracinent auprès de Coenopinés primitifs comme ceux qui sont connus dans l'Oligocène inférieur d'Amérique du Nord. Remarquons toutefois que le genre *Coenopus* ne saurait, à cause de sa tridactylie précoce, être considéré comme un ancêtre valable pour des formes demeurées tétradactyles. Nous avons pu distinguer deux espèces de Brachypothères dans l'Aquitanien de l'Agenais. Elles diffèrent essentiellement par le degré de complication des dents jugales. Nous étudierons successivement ces deux formes sous l'angle odontologique, réservant pour une troisième partie l'examen du squelette appendiculaire, très caractéristique et assez semblable dans les deux cas.

Brachypotherium lemanense (Pomel) 1853.

1824 — Très grand *Lophiodon* de Gannat Cuvier.
— *Badactherium borbonicum* Croizet (manuscrit).
1830 — *Rhinoceros incisivus* d'Auvergne Blainville.
1846 — *Rhinoceros* aff. *schleiermacheri* Kaup, Pomel.
1853 — *Acerotherium lemanense* Pomel.
1854 — *Acerotherium gannatense* Duvernoy.
1859 — *Rhinoceros (Acerotherium) tetradactylum* Lartet, Gervais, pp.
1900 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Osborn.
1902 — *Diceratherium asphaltense* Deperet et Douxami.
1910 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Abel.
1911 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Roman, pp.

Source : MNHN, Paris

1911 — *Aceratherium filholi* Osborn, Roman, pp.
1924 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Breuning.
1924 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Roman.
1931 — *Diaceratherium tomerdingensis* Dietrich.
1933 — *Aceratherium lemanense altanicum* Astre.
1935 — *Aceratherium lemanense pyrenaicum* Adde-Lacomme.
1948 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Richard, pp.
1948 — *Aceratherium filholi* Osborn, Richard, pp.
1951 — *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* Pomel, Lavocat.

Cette longue liste de synonymes ne tient compte pourtant que des principales publications concernant *Brachypotherium lemanense*. Elle montre les vicissitudes d'ordre taxonomique subies par cette espèce. Si nous laissons de côté l'attribution au genre *Lophiodon*, fondée sur un unique fémur, le manuscrit de la collection Croizet et la première détermination de Pomel, nous pouvons regrouper cette série de noms en trois ensembles distincts.

En premier lieu, il nous faut discuter de l'attribution quasi-systématique de *Brachypotherium lemanense* au genre *Aceratherium*. Nous examinerons plus loin les caractères propres à ce taxon ; mais il en est un, l'absence de cornes, qui apparaît dans le choix du nom et qui a donné lieu à de fâcheuses méprises. Nous avons vu en effet qu'à des formes primitives inermes pouvaient succéder des espèces susceptibles d'exhiber des appendices nasaux ou frontaux bien développés. La présence, ou surtout l'absence, de ces protubérances ne peuvent suffire à caractériser tout un phylum. Or, au dix-neuvième siècle, la découverte de Rhinocéros sans cornes paraissait tellement curieuse qu'on ne pouvait mettre en doute l'appartenance des animaux présentant cette particularité à un même taxon générique. Pomel, en donnant la diagnose du genre *Aceratherium* Kaup, plaçait ce caractère en premier : « tête dépourvue de cornes ; quatre doigts aux pieds antérieurs ; deux grandes incisives à la mandibule, entre lesquelles s'en trouvent deux autres très petites ». D'autres critères permettaient à Pomel de définir l'espèce « *Aceratherium* » *lemanense* : « cette espèce diffère de l'*Acerotherium tetradactylum* de Sansan par ses molaires supérieures dont la seconde colline est dépourvue de crochet à son bord antérieur, et par une taille plus forte. Elle diffère aussi de l'*incisivum* Kaup, par une taille un peu plus grande, les os du nez plus aigüs et plus allongés en avant ». Or un examen des os nasaux de Brachypothères anciens montre qu'ils devaient déjà porter un rudiment de cornes, tout au moins en ce qui concerne certains individus (les mâles ?). Et de plus, il est possible de retrouver cette lignée à l'époque Miocène et de voir ainsi que certains spécimens présentaient un appendice nasal bien développé. En fait, un caractère isolé ne peut jamais être utilisé pour définir un phylum tout entier, surtout si ce caractère est sujet à des modifications importantes au cours du temps ou est susceptible de se manifester dans plusieurs lignées indépendantes.

C'est une extrapolation du même ordre qui incite Gervais à ranger « *Aceratherium* » *lemanense* dans l'espèce *A. tetradactylum*. La présence d'un cinquième doigt fonctionnel au membre antérieur paraissait assez inhabituelle chez un Rhinocéros, suffisante en tout cas pour que toutes les formes affectées de ce caractère appartiennent à une seule et même espèce. Gervais ne semble pas avoir pris en considération les différences profondes qui séparent les membres des Rhinocéros tétradactyles de Sansan de ceux des Brachypothères. Nous savons maintenant que la présence d'un quatrième doigt au membre antérieur ne peut être interprétée que comme la persistance d'un caractère archaïque. On ne saurait en aucun cas établir des regroupements systématiques fondés seulement sur cette structure particulière.

Un deuxième groupe de synonymes est le fruit d'une confusion fréquente entre deux formes bien distinctes, *B. lemanense* et *Ronzotherium filholi*. Le genre *Ronzotherium* fait son apparition en Europe à l'Oligocène. Sa taille est à peu près identique à celle de *B. lemanense*. Il s'en distingue cependant par toute une série de caractères. En premier lieu les incisives ont une forme différente dans les deux genres, les dents jugales restent plus primitives chez les Ronzothères et leurs membres sont plus

Source : MNHN, Paris

allongés. Les deux genres ne se rencontrent jamais dans un même gisement. Nous avons montré (de Bonis, 1969) que les Ronzothères s'éteignaient avant la fin du Stampien et étaient remplacés par les Brachypothères dès la fin de cet étage. Les erreurs de détermination les plus fréquentes portent sur les molaires inférieures assez peu caractéristiques et effectivement assez proches dans les deux genres.

L'étude des os nasaux de Brachypothères a entraîné une autre source d'erreurs. Les premiers, Depéret et Douxami (1902), étudiant un squelette de *Brachypotherium* provenant de Pyrimont-Challonge (Savoie), eurent l'idée de rattacher l'animal au genre *Diceratherium*, sous le nom spécifique de *D. asphaltense*. Ils écrivaient : « Les os nasaux en particulier sont en place et permettent de reconnaître avec la plus grande netteté l'existence de rugosités latérales caractéristiques des *Diceratherium* », et plus loin, « les os nasaux dont l'un, le droit, est complet... sont très allongés, beaucoup moins triangulaires et plus épais que chez le *R. pleuroceros*. Chaque os nasal porte un tubercule assez fort, mais déprimé, à surface rugueuse, situé tout près de l'extrémité antérieure de l'os, et ayant 4 cm de long sur 3 cm de large. Ces deux tubercules sont tout à fait latéraux et ne se rejoignent pas au-dessus de la ligne médiane ».

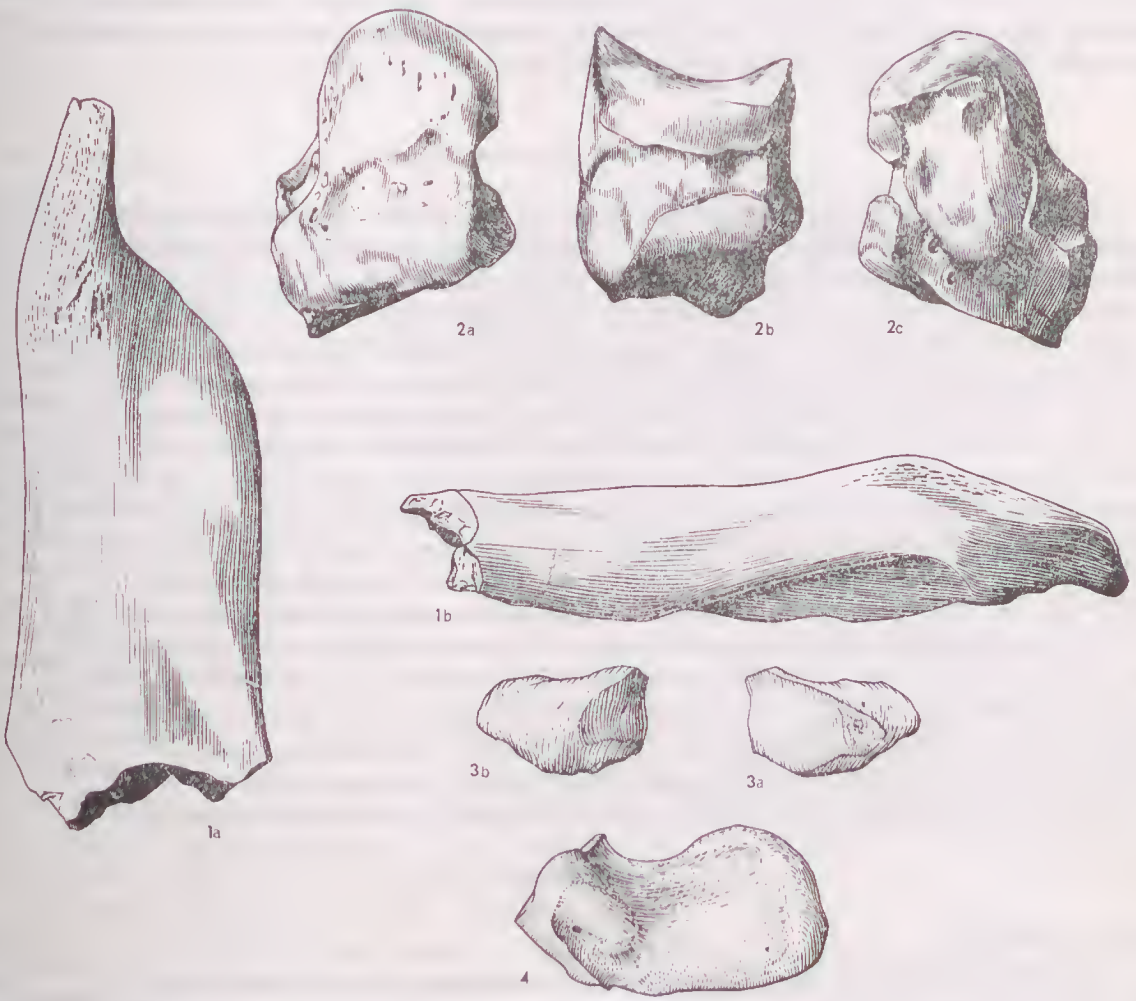


Fig. 26. — *Brachypotherium* :

1. — Os nasal d., a : face dorsale ; b : face latérale, Laugnac (Lg. M.).
2. — Pyramidal d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face palmaire, Laugnac (Lg. M.).
3. — Trapèze d., a : vue latérale ; b : vue médiale, Paulhiac (Ph. 641).
4. — Pisiforme d., face médiale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Un demi-siècle plus tard, R. Lavocat (1951) reprenait la même idée. L'auteur était cependant frappé par l'allure massive du squelette des grands Rhinocéros aquitaniens et proposait pour cette raison le sous-genre nouveau *Brachydiceratherium*. Entre temps, Dietrich (1931) avait également décrit des os nasaux, des dents (dont certaines, semble-t-il, lactéales) et des métapodes de Brachypothères sous le nouveau nom générique de *Diceratherium*. Il pensait, lui aussi, être en présence d'animaux pourvus de deux cornes nasales. Nous avons pu examiner des os nasaux appartenant à des Brachypothères. Il est vrai que chez certains il existe des rugosités latérales. Elles sont assez accentuées sur le crâne provenant de Pyrimont-Challonges, mais jamais elles ne sont comparables aux bosses divergentes des Dicérathères. Nous avons pu constater que sur des nasaux de Rhinocéros actuels, porteurs d'une seule corne nasale, les rugosités de l'os étaient parfois symétriques. Ce phénomène est particulièrement net chez les jeunes individus. Avec l'âge, la taille de ces protubérances augmente et elles arrivent à fusionner sur la ligne médiane. Nous pensons que les faibles rugosités paires des nasaux des Brachypothères anciens ne supportaient qu'une seule corne, bien modeste d'ailleurs (fig. 26). Cet appendice était sans doute plus important chez les descendants probables des populations aquitaniennes, les Brachypothères de l'Orléanais, dont les nasaux présentaient des rugosités plus étendues et réunies sur la ligne médiane. La chose est déjà sensible sur un os nasal, conservé au Muséum de Toulouse, et provenant de l'Aquitanien des Gervaises (Tarn-et-Garonne).

Distribution stratigraphique.

La série type de *Brachypotherium lemanense* est constituée par des pièces provenant de l'Allier et figurées par Blainville (1839, pl. 9, 10, 12). Il faut exclure de cette série la mandibule de Vodable appartenant, comme le note R. Lavocat (1951), à *Ronzotherium filholi*. Les autres fossiles proviennent de Gannat (Il s'agit d'un crâne pourvu de sa mandibule, d'une mâchoire supérieure et d'un carpe en connexion suivi de l'extrémité proximale des métapodes) et de la localité voisine de Randan (partie antérieure d'une mandibule). Le niveau stratigraphique du gisement de Gannat n'est pas connu avec une grande précision ; il est même probable qu'il existe plusieurs niveaux fossilifères différents autour de la ville. R. Lavocat (1951) a abordé ce problème, et il parallélise Gannat avec Dallet et Pont-du-Chateau. Les « myriades » d' « *Helix* » *ramondi* donnent une idée approximative de l'âge de ces deux stations. En Aquitaine, « *Helix* » *ramondi* existe pendant la fin du Stampien et le début de l'Aquitanien (de Bonis, 1968) ; on a déterminé ce Gastéropode dans le gisement de La Milloque aussi bien que dans le calcaire blanc de l'Agenais. A Dallet et Pont-du-Chateau la faunule de Mammifères est « à peu près identique à celle du groupe Cournon-Gergovie (Stampien supérieur). Cependant la présence d'un *Steneofiber* de grande taille incite R. Lavocat à rajeunir un peu les deux premiers gisements. Il semblerait donc que l'essentiel de la faune de Gannat se situe assez près dans le temps de celle de Paulhiac. C'est dans ce dernier gisement que nous avons reconnu *B. lemanense*. L'espèce est représentée dans nos collections par des mandibules et des dents inférieures isolées, quelques dents supérieures et des os des membres. Le Muséum de Bâle possède, entre autres pièces, une rangée dentaire supérieure (Pa 150) comprenant trois prémolaires, P^2-P^4, M^2 cassée et M^3 ; ainsi qu'une mandibule avec P_2-M_3.

Description.

Mâchoire supérieure.

Les Brachypothères de l'Aquitanien semblent n'avoir possédé qu'une seule incisive, la première. C'est une dent à racine large dont la couronne présente un profil elliptique aplati. Une carène mousse, allongée dans l'axe médio-distal, partage la couronne en deux parties inégales, la face linguale étant plus importante et un peu plus convexe que la face vestibulaire. La première incisive supérieure des Ronzothères est une dent à profil sub-triangulaire, bien différente de celle que nous venons de décrire (de Bonis, 1968). P^1 a un contour sub-triangulaire. Elle possède un ectolophe épais ; le paralophe et le métalophe sont minces, le premier se dirige obliquement vers l'arrière et vient se souder au second sur le bord lingual. Il existe un bourrelet cingulaire antéro-palatin et un autre qui délimite une postfossette.

Source : MNHN, Paris

En face occlusale, les autres prémolaires apparaissent comme sub-rectangulaires, avec un grand axe vestibulo-lingual. Seul un ante-crochet sur P^3 et P^4 vient compliquer la structure de ces dents. On ne remarque ni crochet, ni crista. Le protocone et l'hypocone se rejoignent dans leur portion basale et, le développement de l'ante-crochet aidant, ferment la vallée centrale. Un épais bourrelet cingulaire entoure toujours la face linguale des prémolaires. Une comparaison de la denture de *B. lemanense* avec celle des Ronzothères les plus récents et les plus évolués peut expliquer en partie l'erreur qui a consisté, pour certains auteurs, à relier directement *R. filholi* aux Brachypothères aquitaniens. Les prémolaires supérieures des derniers Ronzothères sont arrivées à un stade morphologique qui précède de peu celui que nous venons de décrire chez *B. lemanense*. Les deux lophes, antérieur et postérieur, existent déjà, le métalophe est relié à un « pseudypocone ». Une rupture partielle de la liaison qui existe entre le « protocone » et le « pseudhypocone » nous conduirait à des prémolaires identiques à celle de *B. lemanense*. Mais ce n'est là qu'un passage morphologique qui nous indique simplement les stades par lesquels sont passés les ancêtres, inconnus, des Brachypothères. Les différences radicales que nous avons relevé sur la forme des incisives et la structure des membres écartent toute idée de filiation entre les deux genres.

Les molaires supérieures correspondent également à un stade évolutif qui succède de peu à celui que l'on connaît chez les *Ronzotherium* ; seul l'anté-crochet vient compliquer le dessin de la face occlusale.

Mâchoire inférieure.

B. lemanense possède deux incisives sur chaque demi-mâchoire. La première, réduite, possède une racine à section arrondie. La couronne est globuleuse. La réduction de la première paire d'incisives paraît moins avancée que chez les Ronzothères où ces dents sont minuscules et logées dans un espace plus étroit entre les deux incisives principales.

La deuxième incisive, transformée en défense, peut atteindre une quinzaine de centimètres de longueur, depuis l'apex jusqu'à l'extrémité de la racine. La couronne a une section triangulaire. L'arête mésiale est tranchante, la face palatine est plate, et la face vestibulaire légèrement convexe. Chez les Ronzothères, la dent correspondante présente une section plus elliptique et possède deux tranchants, mésial et distal.

La première prémolaire est petite. Elle est composée d'un tubercule antérieur aplati latéralement, suivi d'une crête recourbée vers le bord palatin. Chez les Ronzothères, cette dent a une structure très simple.

P_2 présente trois lobes alignés, les deux premiers, subconiques et légèrement déprimés dans le sens vestibulo-lingual, sont séparés par un sillon externe et une profonde dépression palatine.

Sur une mâchoire inférieure provenant de Vendèze et appartenant au genre *Ronzotherium*, on observe une structure analogue, si ce n'est que la séparation entre les deux premiers lobes n'est pas indiquée aussi distinctement. Chez les Ronzothères plus anciens, cette séparation est inexistante ; la P_2 a alors la même structure que la P_1 dans *B. lemanense*. Nous retrouvons ici un phénomène déjà noté lors de l'examen des prémolaires supérieures : d'un point de vue morphologique, on n'observe pas de solution de continuité entre les Ronzothères et *B. lemanense*. Nous relevons cependant une différence entre les deux formes ; la vallée postérieure, s'ouvre près du collet chez *B. lemanense*, alors qu'elle débouche un peu plus haut chez *Ronzotherium*.

P_3 et P_4 sont molariformes ; seule leur taille plus faible permet de les distinguer des molaires. Elles semblent relativement plus allongées que leur homologues chez *Ronzotherium* ; Ce phénomène semble dû surtout au développement plus important de la portion antérieure. Les molaires, comme c'est presque toujours le cas chez les Rhinocéros, ne présentent pas de caractéristiques marquantes. En général, prémolaires et molaires, ne possèdent pas de cingulum externe ; c'est là un caractère qui permettrait de distinguer *Brachypoterium* et *Ronzotherium*. Mais ce critère ne nous paraît pas absolu. Nous avons pu observer des mandibules de Ronzothères, bien reconnaissables à leur incisive à section ovalaire, dont les dents jugales ne présentaient pratiquement pas de cingulum externe. Réciproquement, un rudiment de bourrelet vestibulaire peut exister chez les Brachypothères.

Source : MNHN, Paris

Un détail de structure permet cependant de séparer les deux formes. Les vallées internes débouchent assez près du collet dans le genre *Brachypotherium*. Elles débouchent à un niveau plus élevé chez les Ronzothères. Ce phénomène est particulièrement sensible sur le premier lobe des molaires.

Brachypotherium aginense (Repelin) 1917.

1913 — *Aceratherium lemanense* Pomel, Vasseur.
1917 — *Teleoceras aginense* Repelin.
1948 — *Teleoceras aginense* Repelin, Richard.
1951 — *Diceratherium (Brachydiceratherium) lemanense* (Pomel), Lavocat.

Cette espèce se rencontre dans le gisement de Laugnac. La première détermination, due à Vasseur, la rattachait au genre *Aceratherium* et à l'espèce *lemanense*. Nous avons vu, au début de ce chapitre, ce qu'il fallait penser des rapports qui existaient entre les grands rhinocéros de l'Agenais et les Acerathères. Nous verrons plus loin les raisons qui permettent de considérer la forme de Laugnac comme une espèce distincte de *B. lemanense*. Nous ne reviendrons pas, non plus, sur le rattachement de cette forme au genre *Diceratherium*. En revanche nous allons examiner quels sont les rapports entre le Rhinocéros de Laugnac et le genre américain *Teleoceras*.

Les *Teleoceras* apparaissent au niveau du Miocène moyen, un peu plus tard donc que les Brachypothères. Comme ces derniers, ils possèdent des membres robustes, courts, qui vont en s'épaississant au fur et à mesure que l'on remonte les séries géologiques. Les derniers représentants du genre *(T. fossiger)* ont une allure tout à fait « hippopotamoïde ». La première espèce connue, *T. medicornutus*, présente déjà une denture dont la structure, assez complexe, révèle une longue histoire antérieure. Il semble que les deux lignées aient évolué de façon indépendante, l'une en Europe, l'autre en Amérique du Nord. Certains caractères dénotent entre elles des différences assez profondes.

Chez *Teleoceros* les rugosités qui indiquent la présence des cornes se trouvent tout à fait à l'extrémité des nasaux, chez les Brachypothères, elles sont un peu plus en arrière. Le crâne présente également des différences sensibles qui conduisent Matthew (1932) à entériner la séparation des deux genres. Ajoutons que les *Teleoceras* possèdent un membre antérieur tridactyle alors que les Brachypothères restent tetradactyles tout au long de leur histoire. Il semble que la brachypodie ne soit due qu'à un phénomène de parallélisme entre ces deux genres de Rhinocérotidés.

Description.

Le crâne.

Le crâne a été figuré et longuement décrit par Répelin (1917). Modérement dolichocéphale, il possède des nasaux allongés. Chez *Teleoceras*, les nasaux sont plus courts et le crâne plus ramassé. L'apophyse paroccipitale peut être séparée de l'apophyse postglénoïdienne, ou venir à son contact sans qu'il y ait toutefois soudure entre elles.

Denture.

Il n'y a pas de différences sensibles entre les deux espèces aquitaniennes en ce qui concerne les dents de la mâchoire inférieure. Sur les prémolaires supérieures le cingulum lingual, constant chez *B. lemanense*, s'efface quelquefois au niveau des cuspides internes. P^4 possède un crochet très net, présent également quelquefois sur P^3. Les molaires sont pourvues d'un ante-crochet bien marqué. Le bourrelet cingulaire interne est semblable à celui que l'on connaît chez *B. lemanense*.

Du point de vue dentaire, l'écart qui sépare les deux espèces de l'Agenais, réside dans un degré de complication un peu plus avancé chez la plus récente. C'est, nous l'avons vu, un phénomène normal

Source : MNHN, Paris

chez les Rhinocéros. Dans chacune des lignées, les formes primitives possèdent des prémolaires et des molaires supérieures simples. Chez les formes de l'Orléanais on retrouve les mêmes caractères, un peu plus accentués et les dents sont d'une taille plus forte.

J. Viret a décrit et figuré deux maxillaires provenant de Saint-Gérand-le-Puy. Ces deux pièces s'insèrent, au point de vue chronologique, entre l'espèce de Paulhiac et celle de Laugnac. On doit donc s'attendre à y trouver des caractères mixtes. Or il est symptomatique de constater que l'auteur a attribué un spécimen à *B. lemanense* et l'autre à *B. aginense* !

Os des membres de Brachypothères.

L'ensemble du squelette appendiculaire se reconnaît à son allure massive. Les différences morphologiques sont relativement faibles entre les deux espèces de l'Agenais. On peut remarquer, une légère accentuation de la brachypodie chez la forme de Laugnac mais il nous aurait fallu un échantillon plus important pour mettre en évidence de façon absolue des variations biométriques. Pour la description qui va suivre, nous avons utilisé surtout les ossements de Laugnac, en signalant à l'occasion les rares caractères morphologiques qui distinguent *B. lemanense*, de *B. aginense*.

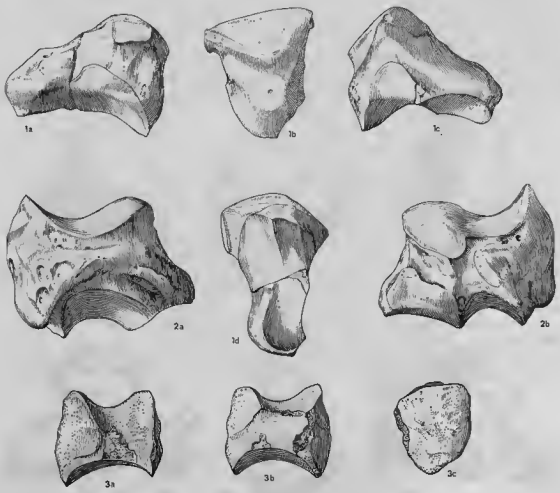


Fig. 27. — *Brachypotherium*.

1. — Semilunaire d., a : face latérale ; b : face dorsale ; c : face médiale ; d : face distale, Paulhiac (Ph. 587.).
2. — Scaphoïde g., a : face dorsale ; b : face latéro-plantaire, Laugnac (Lg. M.).
3. — Trapézoïde d., a : face médiale ; b : face latérale ; c : face dorsale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites au 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

1 — Membre antérieur.

• *Os longs :*

L'humérus est assez robuste, mais sans dépasser dans ce domaine certaines formes actuelles. Les formes de Laugnac possèdent une énorme crête deltoïdienne qui est prolongée par le trochiter sans solution de continuité ; la largeur de l'humérus est encore accentuée par l'écrasement de certaines pièces dans la portion proximale. Au-dessus de la crête sus-condylienne, la diaphyse n'est pas très large, ce qui contribue à donner à l'os une allure en sabre.

Radius et *cubitus* sont relativement courts et massifs. Le dernier présente, en outre, de forts reliefs longitudinaux.

• *Carpe :*

(Fig. 26-27-28).

Le pisiforme est un os allongé et aplati. La facette qui s'appuie sur le pyramidal a une forme en L renversé ; la branche inférieure, large, se termine en arrondi ; la branche supérieure, horizontale, se réduit à une bande étroite. Sur la face dorsale, une large facette sub-triangulaire aux angles émoussés s'accolait contre l'extrémité distale de l'ulna.

Le pyramidal est massif. Relativement peu élevé, il possède un diamètre intéro-externe important. Sur la face proximale une large surface selliforme recevait la facette terminale de l'ulna ; elle est suivie, du côté externo-palmaire, d'une facette correspondant au pisiforme ; cette dernière présente

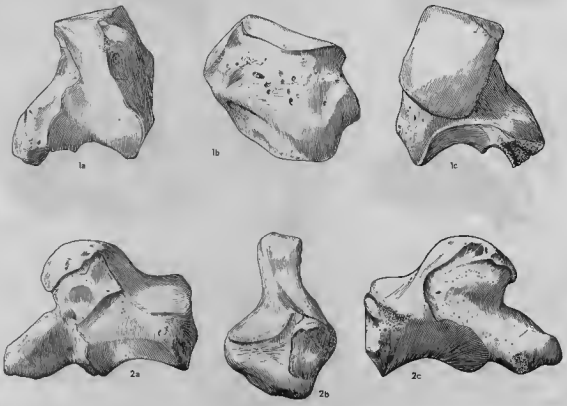


Fig. 28. — *Brachypotherium.*

1. — Unciforme g., a : face médiale ; b : face dorsale ; c : face latérale, Laugnac (Lg. M.).
2. — Capitatum (Grand os) g., a : face médiale ; b : face dorsale ; c : face latérale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN Paris

une partie élargie dirigée vers le bas et un étroit prolongement latéral le long de la facette proximale. Vers l'intérieur, deux facettes en forme de croissant, l'une contre la face proximale, l'autre contre la face distale, correspondent à des facettes analogues du semilunaire. La surface distale, concave et de contour subtriangulaire, reposait sur l'os crochu.

Le semi-lunaire, relativement bas et large, possède une large facette convexe pour le radius. En vue externe, on note la réduction relative de la facette supérieure correspondant au pyramidal ; l'inférieure est en revanche allongée et peut se prolonger, sans nette solution de continuité, par la facette pour l'unciforme qui apparaît alors nettement. Sur un spécimen les deux facettes se recoupent à angle droit et, en vue externe, celle qui correspond à l'unciforme n'apparaît presque pas.

La face interne montre les deux facettes qui s'articulent normalement avec le scaphoïde, et en outre, sur certains spécimens, une surface de contact avec ce même os, située presque à l'extrémité de la portion palmaire du semi-lunaire. Cette curieuse facette existe seulement à Laugnac. Sur la face distale, la facette pour le grand os, étroite dans sa partie dorsale puis élargie et très concave, regarde un peu vers l'intérieur.

Le scaphoïde est très étalé en largeur. La facette proximale pour le radius est fortement concave dans le sens latéral et légèrement convexe dans l'axe dorso-palmaire. Sur la partie palmaire de la face interne, on remarque parfois une petite facette ovalaire correspondant à celle que nous avons décrite sur la tuberosité postérieure du semi-lunaire ; comme dans le premier cas, nous ne l'avons pas observée sur les pièces de Paulhiac. Sur la face distale il faut noter la forte convexité de la surface d'articulation du trapézoïde, qui remonte assez haut sur la face dorsale, et la petite facette concave à contour triangulaire qui recevait le trapèze.

Le trapèze n'est qu'un petit nodule qui venait s'appuyer, vers le haut, sur la facette correspondante du scaphoïde et, latéralement, sur une facette trapézoïdale portée par le trapezoïde et sur une facette du deuxième métacarpien.

Le trapézoïde présente une face dorsale large et basse, légèrement déportée vers l'intérieur. La face proximale est à la fois fortement convexe dans le sens latéral et concave dans le sens dorso-plantaire. La facette interne pour le trapèze est située dans la portion palmaire ; l'articulation externe pour le grand os occupe presque toute la face correspondante. La facette distale pour le deuxième métacarpien est à peine convexe latéralement et très creusée dans le sens dorso-palmaire.

La face dorsale du *capitatum* est aplatie et dilatée latéralement. Sur la face latérale, la facette antérieure du semi-lunaire est toujours bien distincte. Elle est située dans un plan différent de celui de la facette correspondant à l'unciforme, sur les pièces de Paulhiac, et dans un même plan qu'elle sur les formes plus récentes ; dans ce cas, une légère dépression permet cependant de séparer ces deux zones articulaires. La facette pour l'unciforme a une forme et une étendue variables.

L'unciforme est large et surtout très épais. La facette du capitatum se trouve dans le prolongement de celle du troisième métacarpien, mais un léger sillon permet souvent de reconnaître le contour de chacune d'elles ; elles sont nettement séparées sur un spécimen de Paulhiac. En revanche, on ne peut délimiter les limites entre les surfaces d'articulation du troisième et du quatrième métacarpiens. Le cinquième métacarpien s'articule sur une facette concave à contour ovalaire qui regarde tout à fait vers l'extérieur.

• *Métacarpe* :

(Fig. 29, 30, 31).

La forme générale des métacarpiens est semblable à Paulhiac et à Laugnac. Mais dans le deuxième gisement ces os sont un peu plus courts. La brachypodie s'est accentuée pendant l'Aquitanien. Dans les deux cas leur aspect massif permet de les distinguer aisément de ceux des autres espèces aquitaniennes.

— Le premier métacarpien n'existe pas ; nous avons vu que le carpien correspondant (trapèze) était réduit à un nodule.

— Sur le deuxième métacarpien, la facette proximale, pour l'articulation avec le trapézoïde, est prolongée du côté médio-palmaire par une facette semi-circulaire recevant le trapèze ; cette facette

Source : MNHN, Paris

est moins importante à Laugnac qu'à Paulhiac. Sur la face externe, une longue facette élargie à ses deux extrémités recevait le troisième métacarpien. Au-dessous, faisant un angle assez marqué avec la précédente, une facette allongée servait d'appui au capitatum.

— Le troisième métacarpien est large mais son diamètre dorso-palmaire reste assez faible. La facette pour le capitatum, convexe dans l'axe dorso-palmaire et concave médio-latéralement, est large. Les diamètres selon ces deux axes, sont sensiblement identiques. La facette médiale pour le deuxième métacarpien, assez bien développée, possède un contour réniforme. Elle est moins importante à Paulhiac qu'à Laugnac. L'étalement de cette surface correspond à un élargissement du troisième métacarpien, donc à une accentuation de la brachypodie. Au-dessous, la facette dorsale pour le quatrième métacarpien est mieux développée sur les pièces de Paulhiac que sur celles de Laugnac ; la facette

Fig. 29. — *Brachypotherium.*

1. — Deuxième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face médiale ; d : face plantaire ; e : face proximale, Laugnac (Lg. M.).

2. — Cinquième métacarpien d., a : face dorso-latérale ; b : face médiale ; c : face latérale ; d : face proximale ; e : face plantaire, Paulhiac.

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

palmaire, pour le même os, a la forme d'une ellipse légèrement étirée dans le sens proximo-distal ; elle est normalement séparée des deux autres par un sillon bien marqué, mais sur un de nos spécimens les trois facettes sont contiguës.

— Sur le quatrième métacarpien, la face proximale, sub-triangulaire, est concave dans la portion dorsale, puis fortement convexe dans la région palmaire. La facette dorsale pour le troisième métacarpien est allongée, la facette palmaire arrondie. Sur la face médiale une petite facette s'appliquait contre le cinquième métacarpien. Ce dernier est en général bien développé. Une large facette proximale recevait l'os crochu et une petite facette latérale correspondait au quatrième métacarpien. La diaphyse est dirigée d'abord vers l'extérieur, puis après un coude important, vers le bas. La poulie distale s'articulait normalement avec la première phalange.

Il faut noter ici un fait curieux. Il existe, dans les collections du Muséum de Paris, deux portions distales de membre antérieur de Rhinocéros appartenant à un même individu. Ces pièces ont été recueillies à Branssat (Allier) dans un niveau assimilé à l'Aquitanien moyen. Tous les caractères du carpe et du

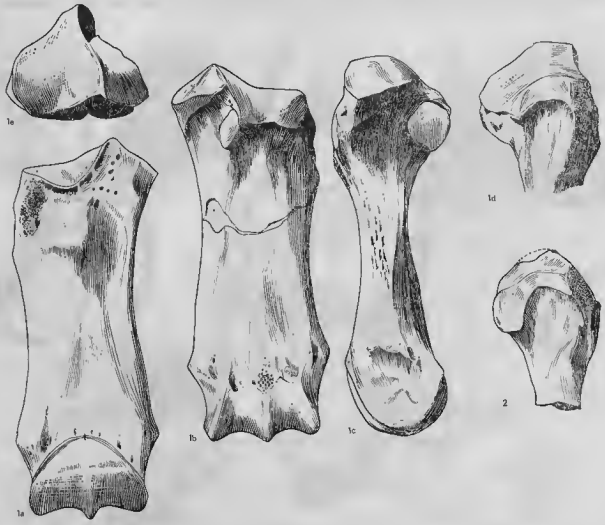


FIG. 30. — *Brachypotherium*.

1. — Troisième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face palmaire ; c : face latérale ; d : face médiale ; e : face proximale, Laugnac (Lg. M.).

2. — Troisième métacarpien d., face latérale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

métacarpe concordent pour que l'on attribue ces pièces au genre *Brachypotherium*. Il faut toutefois excepter le cinquième métacarpien qui se trouve réduit à un nodule. Ce caractère contraste avec ceux que nous venons de décrire ci-dessus. Normalement chez les *Brachypothères*, cet os est bien développé et correspond à un doigt encore fonctionnel. Il semble que nous soyons en présence d'une mutation. Il peut dès lors sembler curieux qu'une telle transformation ne se soit pas répandue dans la population, comme cela a du se produire dans les lignées pourvues de pattes tridactyles. Dans une étude portant sur la réduction progressive du nombre de doigts chez les Équidés, Robb (1936) a montré que les métapodes latéraux étaient affectés d'un léger coefficient d'allométrie négative qui amenait leur réduction progressive au cours du temps, en fonction de l'augmentation de taille qui se manifestait dans la lignée envisagée. Mais le passage d'une patte à quatre doigts à une patte à trois doigts, ou celui d'une patte à trois doigts à une patte monodactyle s'effectuait brutalement. Tout se passe comme si les doigts latéraux disparaissaient de façon soudaine lorsqu'ils devenaient inutiles. La mutation, qui amène la disparition instantanée des doigts n'a de chances de s'implanter que si la présence de certains métapodes est inutile (voire nuisible ?) à l'animal. Chez les Brachypothères nous sommes peut-être en présence

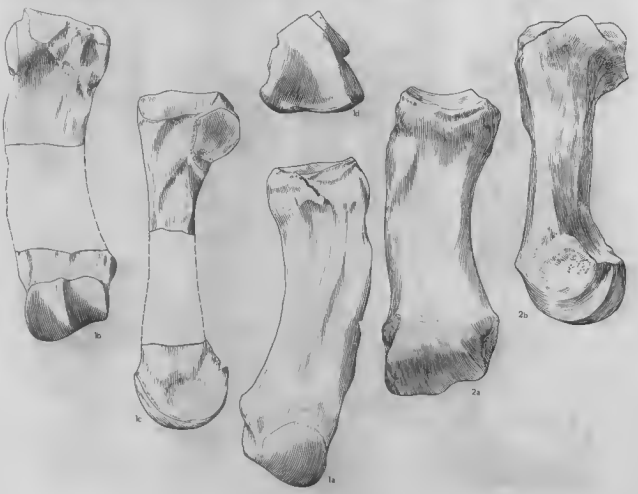


Fig. 31. — *Brachypotherium*.

1. — Quatrième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face plantaire ; c : face médiale ; d : face proximale, Paulhiac (Ph. 602).

2. — Quatrième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face latérale, Laugnac (M.B., CG 194).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

d'un phénomène analogue. La disparition, par mutation, d'un métacarpien et des phalanges correspondantes, au niveau de l'Aquitanien, n'aurait pu être généralisée à l'intérieur de la population dans la mesure où le cinquième doigt était encore, sinon nécessaire, du moins utile à l'animal. Le matériel dont nous disposons est certes insuffisant pour nous permettre de savoir si ce doigt est affecté d'un coefficient allométrique quelconque, mais il semble bien que les aspèces les plus récentes gardent encore un métacarpien externe aussi bien développé que les formes les plus primitives du genre.

Pour tous les doigts, les phalanges, larges et aplaties, reflètent l'allure générale du corps.

2 — Membre postérieur.

• *Os longs :*

Le fémur, comme le note très justement Répelin, semble relativement gracile si on le compare à celui de formes modernes ; cette différence est encore plus sensible si l'on tient compte de l'allure

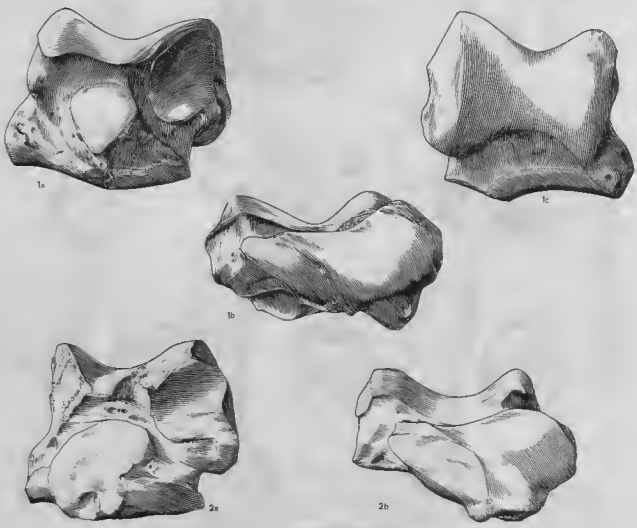


Fig. 32. — *Brachypotherium.*

1. — Astragale d., a : face plantaire ; b : face distale ; c : face dorsale, Lauguac (Lg. M.).
2. — Astragale d., a : face plantaire ; b : face distale, Paulhiac (Ph. 596).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

trapue de l'extrémité distale du membre des *Brachypothères*. Il ne présente pas de caractère particulier, si ce n'est peut-être l'isolement du troisième trochanter au milieu de la diaphyse ; chez les Rhinocéros actuels, cette apophyse présente une tendance nette à s'allonger pour rejoindre le grand trochanter. Notons toutefois que l'âge influe sur le développement des crêtes d'insertion musculaire ; il se pourrait que ce caractère n'indique que l'état juvénile des deux spécimens que nous avons observés.

Chez les Brachypothères de l'Orléanais le fémur est relativement plus court et plus robuste.

Le *tibia* et la *fibula* ne semblent pas posséder de caractéristiques bien saillantes. Répelin a déjà souligné leur gracilité relative par rapport aux pièces de l'Orléanais.

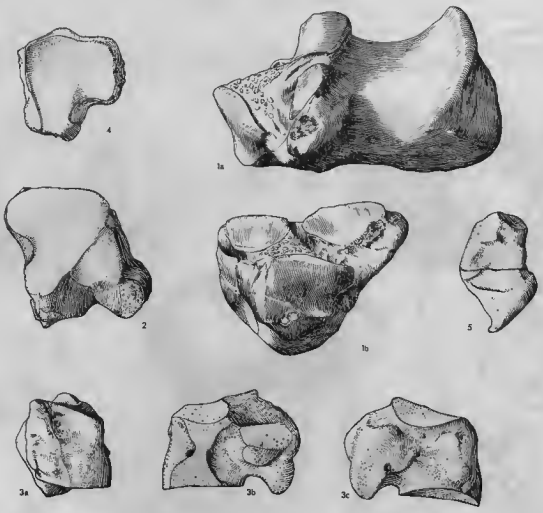


FIG. 33. — *Brachypotherium*.

1. — Calcanéum d., a : face médiale ; b : face distale, Laugnac (Lg. M.).
2. — Naviculaire d., face distale, Laugnac (Lg. M.).
3. — Cuboïde d., a : face dorsale ; b : face médiale, Laugnac (Lg. M.) ; c : face latérale.
4. — Ectocunéiforme d., face proximale, Laugnac (Lg. M.).
5. — Entocunéiforme d., face latéro-dorsale, Paulhiac (Ph. 651).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de gr. nat.

Source : MNHN, Paris

• *Tarse :*

(Fig. 32, 33).

L'astragale des Brachypothères se reconnaît bien à son allure aplatie. La poulie articulaire est évasée et le col de l'astragale est court. La surface qui repose sur le naviculaire est basse et étirée transversalement. Ces caractères semblent mieux marquées sur les astragales provenant de Laugnac que sur ceux que nous avons exhumés à Paulhiac ; la brachypodie paraît donc s'être accentuée pendant l'Aquitanien. Sur la face plantaire de l'os, la facette calcanéale postérieure présente un contour ovalaire ; en général elle n'émet aucun prolongement vers l'avant. La facette sustentaculaire est plus ou moins arrondie sur les pièces de Laugnac ; sur celles de Paulhiac elle se poursuit en avant par une bande étroite qui vient au contact des facettes cuboïdi nne et calcanéale antérieure. Cette dernière semble plus étroite sur les pièces de Laugnac.

Le calcanéum possède un manubrium court, assez haut et évasé en arrière. La facette astragalienne postérieure, fortement convexe, n'émet aucun prolongement antérieur. Latéralement, une facette sur laquelle glissait le péroné prolonge la facette fibulaire de l'astragale. Le *sustentaculum-tali* est très développé mais la facette astragalienne antérieure est étroite.

Le cuboïde est massif. Sur la face proximale, la portion réservée à l'astragale est plus importante que celle qui recevait le calcanéum ; cette dernière se trouve légèrement décalée vers l'avant.

FIG. 34. — *Brachypotherium.*

1. — Quatrième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face proximale, Laugnac (Lg. M.).
2. — Deuxième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face latérale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Les deux facettes postérieures pour le naviculaire et le troisième cunéiforme forment un angle saillant vers l'intérieur. La face distale est large et plane.

Le naviculaire, en plus de sa forte taille, se distingue par la morphologie de sa face dorsale. La facette du troisième cunéiforme est large et relativement courte, celle du deuxième cunéiforme présente un contour subtriangulaire et une forte convexité dorsoplantaire. Celle du troisième cunéiforme a une surface plane et fortement inclinée par rapport au plan horizontal.

L'ectocunéiforme possède un diamètre médio-latéral aussi important que le diamètre dorsoplantaire et deux facettes, proximale et distale, à peu près planes. Nous ne connaissons pas le mésocunéiforme.

L'entocunéiforme est un os au relief tourmenté, allongé selon l'axe proximo-distal du tarse. Une facette proximale arrondie recevait le naviculaire ; elle se prolonge, sur la face dorsale, s'appuyant successivement sur le mésocunéiforme et le deuxième métatarsien. L'os se termine, vers le bas, par une apophyse effilée.

Fig. 35. — *Brachypotherium*.

Troisième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face latérale ; d : face proximale, Laugnac (Lg. M.).

Réduit aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

• *Métatarse :*

(Fig. 34, 35).

Il n'y a plus aucune trace du premier et du cinquième métatarsiens, la patte postérieure est parfaitement tridactyle. Les métatarsiens qui restent sont courts et robustes.

Le *deuxième métatarsien* possède une facette proximale semilunaire et légèrement concave pour le mésocunéiforme. Sur le côté latéral, deux facettes, dorsale et plantaire, recevaient le troisième métatarsien sur leur portion inférieure et l'ectocunciforme sur leur portion supérieure ; notons que la facette postérieure pour l'ectocunéiforme est oblique vers le haut. Du côté plantaire, une petite surface allongée correspond à la facette de l'entocunéiforme.

Le *troisième métatarsien* présente une large surface à peine creusée pour l'ectocunéiforme. Médialement, deux facettes correspondent au deuxième métatarsien. Du côté latéral, le quatrième métatarsien reposait contre deux facettes ; une prés du bord dorsal, subrectangulaire et assez réduite, et une prés du bord plantaire, ovalaire et plus grande.

Le *quatrième métatarsien* recevait le cuboïde sur une facette large et à peine concave. Médialement, une grande facette ovalaire s'appuyait contre le troisième métatarsien ; près du bord dorsal, une petite surface correspond également au métatarsien III ; elle se prolonge par une facette très inclinée, presque dans le même plan que celle du cuboïde, pour l'ectocunéiforme.

Outre son allure massive le métatarse des Brachypothères semble donc être caractérisé par l'extension latérale de l'ectocunéiforme qui s'appuie sur les trois métatarsiens à la fois.

En dehors de leur allure élargie, les phalanges ne semblent pas présenter de caractères particuliers.

Genre *ACERATHERIUM* Kaup 1832.

L'espèce type du genre *Aceratherium*, *A. incisivum* (Cuvier), provient des formations pontiennes d'Allemagne. Il s'agit d'un rhinocéros d'assez grande taille et d'allure élancée qui possède néanmoins un cinquième doigt fonctionnel au membre antérieur (Kaup, 1859). La denture jugale supérieure possède les éléments surnuméraires qui, nous l'avons vu, distinguent les rhinocéros aux molaires évoluées. Le crâne se distingue surtout par la forte réduction de la région nasale. Il est possible que les nasaux se réduisent progressivement au cours de l'évolution qui conduit jusqu'à *A. incisivum*, mais nous sommes assez peu documentés sur cette question. Malgré l'appellation générique qui tendrait à faire croire que nous avons affaire à un animal inerme, Osborn (1899) a montré que cette espèce possédait des rugosités frontales qui paraissent révéler l'existence d'une corne. Nous avons déjà évoqué, à propos du genre *Brachypotherium*, les inconvénients qui résultaient de l'importance trop grande accordée à ces appendices nasaux ou frontaux, et il n'est pas nécessaire d'y insister ici.

A travers le Miocène, il est possible de suivre les traces, de plus en plus anciennes, de rhinocéros tétradactyles aux membres élancés jusqu'au niveau de l'Aquitanien. Là une espèce nous montre les principaux caractères du genre *Aceratherium*, à savoir des membres relativement graciles et le cinquième métacarpien bien développé. Malheureusement le crâne des formes aquitaniennes est encore totalement inconnu et nous ne pouvons apporter aucune précision nouvelle sur la structure des os nasaux ou la présence éventuelle d'une corne frontale.

K. Heissig a montré que l'on pouvait séparer les Acérathères en deux groupes, correspondant chacun à un sous-genre indépendant. L'un existe dans nos régions depuis, au moins, l'oligocène moyen, nous signalons l'autre pour la première fois dans des terrains aussi anciens que l'Aquitanien.

Source : MNHN, Paris

Aceratherium (Mesaceratherium) paulhiacensis (Richard) 1937.

1853 — ? *Acerotherium croizeti* Pomel.
1912 — *Rhinocéros (Acerotherium) minatus* Cuvier, Depéret et Douxami.
1912 — *Acerotherium minutum* (Cuvier), Roman pp.
1914 — *Rhinocéros* sp. indét. de Küttingen, Stehlin.
1937 — *Diaceratherium paulhiacensis* Richard.
1948 — *Diaceratherium paulhiacensis* Richard, Richard.
1962 — ? *Aceratherium lemanense* Pomel, Astre.
1969 — *Aceratherium (Mesaceratherium) gaimersheimense* Heissig.

Aceratherium paulhiacensis, dont le type provient du gisement de Paulhiac, est un rhinocéros de taille moyenne. Un peu plus petit que *B. lemanense*, il se distingue du « *Rhinocéros* » *minutus* de Cuvier par la simplicité de son schéma dentaire. Il est possible que *A. paulhiacensis* coïncide avec *Acerotherium croizeti* Pomel, caractérisé ainsi « Espèce plus petite ayant ses molaires semblables à celles de la précédente (il s'agit de *Brachypotherium lemanense*). Les os du nez sont très étroits, longs et acuminés à l'extrémité ». Nous verrons, en effet, que les molaires présentent le même schéma structural que celui qui existe sur les molaires de *B. lemanense*.

En dehors du maxillaire supérieur (bolotype de l'espèce) figuré par M. Richard (1937) et conservé à la Faculté des Sciences de Marseille, nous n'avons pu examiner qu'assez peu de restes dentaires appartenant à *A. paulhiacensis*. En revanche nous avons pu reconstituer entièrement les extrémités des membres de l'animal à partir des ossements que nous avons recueillis à Paulhiac.

1 — Crâne et denture.

Nous ne connaissons rien du crâne, exception faite (si le rapprochement avec *A. croizeti* est justifié) des quelques mots de Pomel !

La mâchoire supérieure a été décrite par M. Richard. L'unique incisive est aplatie et étirée dans le sens mésio-distal ; elle atteint 30 à 35 mm de longueur. La première prémolaire est difficile à distinguer de son homologue chez *B. lemanense* ; ses faces interne et externe, sont bordées par un cingulum continu. Les autres prémolaires sont molarisées et présentent deux lophes transversaux bien développés ; légèrement convergents sur P^2, ces lophes sont parallèles sur P^4. Sur cette dernière, contrairement à ce qui existe sur les autres prémolaires, le métalophe est plus court que le paralophe. Il n'y a pas de formations accessoires à l'intérieur de la vallée centrale, si ce n'est l'ébauche d'une crista marquée seulement par un renflement de la face vestibulaire de l'ectolophe. Du côté lingual, le cingulum constitue un bourrelet épais et festonné. Il est plus discret le long de la face vestibulaire et même partiellement absent sur P^4.

Les molaires possèdent un antécrochet surtout marqué sur M^1 et M^2. Le cingulum est limité à la partie antérieure et antéro-interne du paralophe ainsi qu'à la portion postéro-interne et postérieure du métalophe.

Les dents jugales, de P^2 à M^3, sont proportionnellement moins larges que chez les Brachypothéres et possèdent une parastyle bien développé.

Nous ne possédons pas de série dentaire inférieure complète. Divers fragments nous permettent cependant d'en avoir une idée assez précise. Tous rappellent les belles pièces de Gaimersheim décrites par K. Heissig sous le nom de *A. (Mesaceratherium) gaimersheimense*. La mandibule présente une symphyse trés redressée mais moins allongée que celle du fossile figuré par K. Heissig (1969, fig. 27).

La première incisive possède une couronne petite et globuleuse. La deuxième est allongée en défense et sa couronne, à section triangulaire, s'étale légèrement du côté médial. Nous n'avons pas

Source : MNHN, Paris

trouvé de première prémolaire. Les prémolaires suivantes sont généralement pourvues d'un bourrelet basal vestibulaire. Les molaires ne montrent aucun repli cingulaire. Le fond des deux vallées, antérieure et postérieure, se trouve assez haut au-dessus du collet.

2 — Membre antérieur.

• *Os longs :*

L'humérus est plus petit et moins massif que celui des Brachypothères ; le trochiter et la crête deltoïdienne présentent un moindre développement.

L'allongement du membre se manifeste au niveau du zeugopode ; le *radius* et l'*ulna* se distinguent très nettement de ceux des Brachypothères par leur allure grêle et élancée.

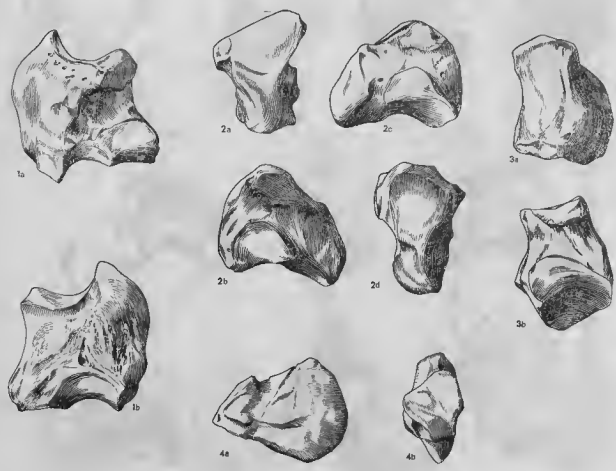


Fig. 36. — *Aceratherium paulhiacensis.*

1. — Scaphoïde d., a : face latéro-palmaire ; b : face dorsale, Paulhiac (Ph. 406).
2. — Semi-lunaire d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face latérale ; d : face distale, Paulhiac Ph. (409).
3. — Pyramidal g., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 406).
4. — Pisiforme g., a : face latérale ; b : face antérieure, Paulhiac (Ph. 406).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

• *Carpe :*

(Fig. 36-37).

Le *pisiforme* présente un contour arrondi qui permet de le distinguer facilement de son homologue chez les Brachypothères. La facette du pyramidal est réniforme, formée de deux parties symétriques. La facette ulnaire est relativement faible.

Le *pyramidal* est plus gracile que celui des Brachypothères ; la facette interne pour le semi-lunaire est plus haute et plus arrondie. Celle du pisiforme affecte la forme d'un croissant de largeur constante.

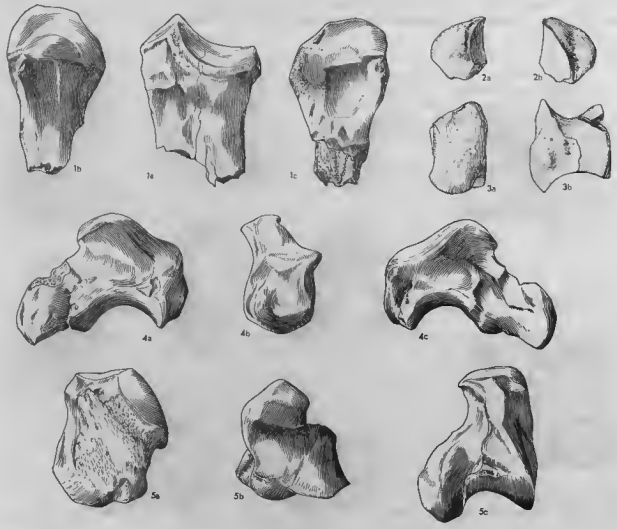


Fig. 37. — *Aceratherium paulhiacensis.*

1. — Troisième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face latérale, Paulhiac (Ph. 406).
2. — Trapèze d., a : face médiale ; b : face latérale, Paulhiac (Ph. 1279).
3. — Trapézoïde d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 646).
4. — Capitatum d., a : face latérale ; b : face dorsale ; c : face médiale, Paulhiac.
5. — Unciforme g., a : face dorsale ; b : face distale ; c : face médiale, Paulhiac (Ph. 406).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

La vue externe du *semi-lunaire* nous montre une facette pyramidale supérieure bien développée, une facette pyramidale inférieure en demi-lune et une facette pour l'unciforme un peu moins visible que chez les Brachypothères. La face dorsale de l'os est bien plus étroite que chez ces derniers.

Le *scaphoïde* est plus élevé et plus mince que celui des Brachypothères ; la tubérosité externo-palmaire est aussi plus réduite. Les deux facettes pour le semi-lunaire sont situées dans des plans presque perpendiculaires. Le développement relatif de la facette pour le trapèze est moindre que sur le scaphoïde des Brachypothères.

Nous avons attribué à *A. paulhiacensis* un *trapèze* réduit à l'état de nodule. Plus petit que celui des Brachypothères, il présente les mêmes rapports que lui avec les autres éléments du carpe et du métacarpe.

La face dorsale du *trapézoïde* est haute et étroite avec un bord supérieur oblique. Du côté externe, le grand os s'appuyait sur une facette légèrement concave faisant un angle net avec celle correspondant

FIG. 38. — *Acratherium paulhiacense.*

1. — Troisième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face palmaire ; c : face latérale ; d : face médiale ; e : face proximale, Paulhiac (Ph. 1013).
2. — Cinquième métacarpien g., extrémité proximale, a : face dorsale ; b : face médio-plantaire, Paulhiac (Ph. 1720).
3. — Cinquième métacarpien g., extrémité distale, a : face dorsale ; b : face plantaire, Paulhiac (Ph. 406).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

au scaphoïde ; occupant toute la face de l'os près du bord proximal, elle présente une large échancrure dans l'angle dorso-distal, ainsi qu'un bord inférieur fortement cintré. Médialement, la facette pour le trapèze est légèrement convexe, allongée dans le sens proximo-distal et affecte parfois un contour triangulaire. En vue postérieure, on remarque que les deux facettes latérales, pour le trapèze et le grand os, se rejoignent presque sur la face palmaire. La facette distale, réservée au deuxième métacarpien, est concave dans le sens dorso-palmaire.

Le *grand os* possède une face dorsale étroite. Les deux facettes pour l'unciforme et le semi-lunaire (facette antérieure) se trouvent dans un même plan mais sont bien distinctes ; la dernière peut apparaître en creux.

L'*unciforme* est plus haut et plus étroit que celui des Brachypothères. La facette du pyramidal est relativement peu développée et reste bien séparée de celle réservée au cinquième métacarpien. Cette dernière fait un angle assez faible avec la facette du quatrième métacarpien. Une facette plus ou moins concave recevait le troisième métacarpien.

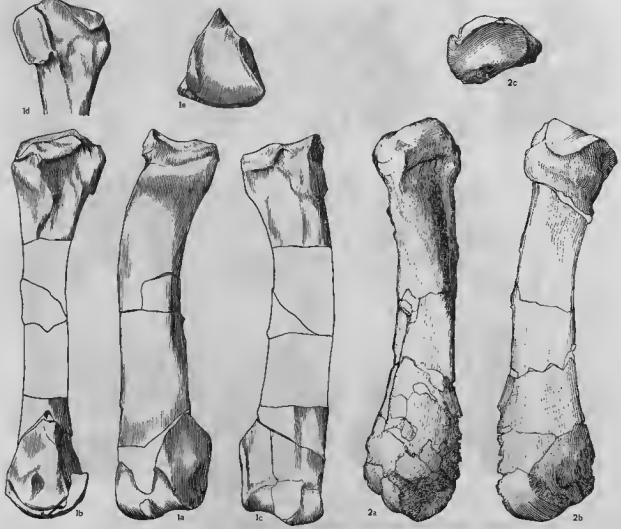


Fig. 39. — *Aceratherium paulhiacense.*

1. — Quatrième métatarsien g., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face plantaire ; d : face médiale ; e : face proximale, Paulhiac (Ph. 589).
2. — Deuxième métatarsien d., a : face latérale ; b : face dorsale ; c : face proximale, Paulhiac (Ph. 408).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

• *Métacarpe :*

(Fig. 38-39).

Le *premier métacarpien* a disparu, ce qui se traduit par l'absence de la facette qui devrait lui correspondre sur le trapèze. Par leur gracilité, les quatre autres métacarpiens se distinguent au premier coup d'œil des métapodes de *Brachypotherium*.

Sur le *deuxième métacarpien*, la facette du métacarpien III est relativement étroite, surtout vers la face plantaire ; celle du grand os est moins oblique que chez les Brachypothères et proportionnellement plus large du côté dorsal. Le trapézoïde s'appuyait sur une surface étroite, étirée et fortement bombée dans l'axe dorso-palmaire mais faiblement excavée dans le sens latéral. Près de l'angle interno-palmaire, une petite facette semi-circulaire, regardant vers l'arrière et l'intérieur, recevait, le trapèze.

Le *troisième métacarpien* possède une articulation pour le grand os étroite, allongée dans le sens dorso-palmaire et très convexe. La facette pour l'unciforme est très inclinée et convexe dans le sens dorso-palmaire ; son contour peut former un trapéze dont la petite base se trouve vers le bord plantaire ou même un triangle, par réduction de cette base ; dans quelques rares cas cette facette se prolonge jusqu'à la facette postérieure pour le quatrième métacarpien. Celle-ci est elliptique, allongée selon le grand axe de l'os. La face antérieure pour le quatrième métacarpien est réduite et forme, avec le plan sagittal de l'os, un angle très prononcé.

En vue dorsale, la diaphyse du *quatrième métacarpien* se dirige nettement vers l'extérieur ; son extrémité distale est élargie. La facette dorsale pour le troisième métacarpien, assez réduite, présente un contour lancéolé ; la facette palmaire, réservée au même os, est grande, plane et forme une ellipse à grand axe vertical ; elle touche la facette pour l'unciforme mais reste séparée de la facette dorsale. Le cinquième métacarpien s'appuyait sur une facette externe bien développée et l'os crochu sur une facette selliforme relativement étroite et allongée dans le sens dorso-palmaire.

Le *cinquième métacarpien* est grêle, petit, mais possède tous ses éléments à l'égal de son homologue chez *Brachypotherium*. La facette distale est cependant un peu plus réduite du côté palmaire et la surface qui entrait en contact avec le quatrième métacarpien offre une superficie variable.

3 — Membre postérieur.

• *Os longs :*

Le *fémur*, presque aussi long que celui des Brachypothères, est assez gracile.
Le *tibia* est représenté par des pièces très abîmées et la *fibula* par des fragments.

• *Tarse :*

(Fig. 40 et 41).

La poulie de l'*astragale* est bien creusée et fait à peine saillie du côté externe. La facette du naviculaire, haute et relativement étroite, est bordée par une facette cuboïdienne peu inclinée, par rapport à l'axe proximo-distal de l'os, et à peine visible en vue plantaire. La facette calcanéale antérieure, très mince, est séparée de la facette sustentaculaire par une dépression qui semble jouer le même rôle que le foramen astragalien. Cette facette sustentaculaire affecte la forme d'une ellipse allongée dans l'axe proximo-distal. La facette calcanéale postérieure, large et concave, dans sa portion proximale, s'étire et prend un profil convexe dans sa portion antérieure.

Le *calcanéum* possède un manubrium allongé. Il n'y a pas de facette pour l'articulation avec la fibula. Le *sustentaculum tali* est relativement court et porte une facette arrondie. La surface astragalienne postérieure, d'abord fortement convexe, se rétrécit et devient légèrement concave dans sa portion distale. La facette cuboïdienne, concave, forme un triangle étiré vers l'intérieur.

Comme chez les Brachypothères, c'est la face distale du *naviculaire* qui semble caractéristique. En particulier, la facette de l'ectocunéiforme est étroite et présente, en direction plantaire, un diverticule allongé.

Source : MNHN, Paris

La facette dorsale du *cuboïde* est étroite. La face proximale présente un contour arrondi ; elle est partagée entre une facette concave pour l'astragale et une facette convexe dans le sens externo-médial pour le calcanéum. Latéralement, la facette postérieure pour le naviculaire, concave et de forme rectangulaire, est bien développée ; elle est suivie, vers le bas, d'une petite facette pour l'ecto-cunéiforme, l'angle entre les deux facettes forme une forte saillie.

L'*ectocunéiforme* est épais avec une portion plantaire très étirée. Son diamètre latéral est nettement inférieur au diamètre dorso-plantaire. Sur le bord médial, deux facettes distales recevaient le deuxième métatarsien. Seule une petite facette, près de la face proximale, correspond au deuxième cunéiforme.

Le *mésocunéiforme* est un petit os à contour ovalaire. Sa face proximale est concave.

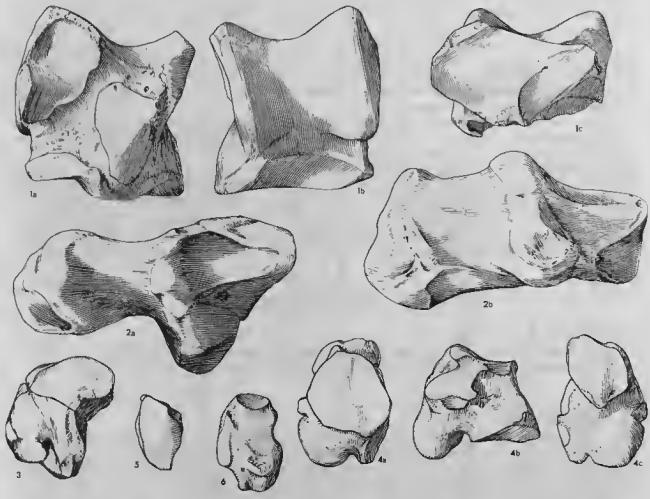


Fig. 40. — *Aceratherium paulhiacense.*

1. — Astragale g., a : face plantaire ; b : face dorsale ; c face distale, Paulhiac (Ph. 417).
2. — Calcanéum g., face dorso-proximale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 594).
3. — Naviculaire g., face distale, Paulhiac (Ph. 1718).
4. — Cuboïde g., a : face proximale ; b : face médiale ; c : face distale, Paulhiac (Ph. 984).
5. — Mésocunéiforme d., face distale, Paulhiac (Ph. 605).
6. — Entocunéiforme g., face latéro-plantaire, Paulhiac (Ph. 656).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

L'*entocunéiforme* présente un relief compliqué. Une facette arrondie s'appuyait sur le naviculaire et, presque à son contact, une longue facette recevait le mésocunéiforme et le deuxième métatarsien sans que l'on puisse distinguer une séparation entre les domaines réservés à chacun de ces deux os.

• *Métatarse :*

(Fig. 41 et 42).

Il ne reste aucune trace du premier et du cinquième métatarsien. Comme pour le membre antérieur, les métapodes, qui subsistent, présentent une allure élancée.

Le *deuxième métatarsien*, aplati transversalement, s'articule avec le mésocunéiforme par une facette concave allongée dans l'axe dorso-plantaire. Latéralement, on remarque que le contact avec l'ectocunéiforme se faisait par deux petites facettes ou par une facette unique allongée sur toute l'épaisseur de l'os ; seule une petite frange s'appuyait contre le métapode central. Une petite facette ovalaire, en position proximo-plantaire, recevait l'entocunéiforme.

Le *troisième métatarsien* montre une facette d'articulation pour l'ectocunéiforme nettement plus étroite et plus allongée en direction plantaire que celle que nous avons décrite chez les Brachypothères. Médialement, une petite facette s'articulait avec le deuxième métatarsien. Latéralement, le métatarsien externe prennait appui, dorsalement, sur une large facette arrondie et fortement inclinée par rapport au plan sagittal et, du côté plantaire, sur une facette elliptique parallèle au plan sagittal, mais dont le grand diamètre fait un angle de 45° avec l'axe longitudinal de l'os. La forte obliquité de la facette dorsale avait pour effet de rejeter le métapode externe en arrière du métapode central. Cette disposition devait accentuer, sur l'animal vivant, l'allure élancée et gracile du membre postérieur.

FIG. 41. — *Aceratherium paulhiacensis.*

1. — Quatrième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 1460).
2. — Deuxième métatarsien d., a : face latérale ; b : face dorsale, Paulhiac (Ph. 1012).
3. — Ectocunéiforme g., a : face distale ; b : face proximale, Paulhiac (Ph. 645).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat

Source : MNHN, Paris

Le *quatrième métatarsien* possède une extrémité proximale relativement globuleuse, mais sa diaphyse montre le même aplatissement que nous avons noté sur le métatarsien interne. Latéralement on remarque une facette dorsale en demi-lune et une facette plantaire elliptique qui s'appuyaient sur les deux facettes correspondantes du troisième métatarsien. La surface proximale, qui recevait le cuboïde, est concave dans sa plus grande portion mais présente un renflement externe.

Aceratherium cf. *platyodon* Mermier 1895.

1917 — *Teleoceras aquitanicum*, Répelin.

Dans sa monographie, consacrée aux rhinocéros de Laugnac et de Nicot, Répelin (1917, pl. V, fig. 7-8) faisait connaître des restes importants d'une mâchoire supérieure appartenant à un animal plus petit que *Brachypotherium aginense*. Il le rattachait au genre *Teleoceras* sous le nom de *T. aquitanicum*.

Il s'agissait d'une rangée dentaire gauche, portant P^2-P^4 et M^2-M^3, et d'une rangée dentaire droite, portant P^3-P^4 et M^2-M^3. Les prémolaires sont toutes munies d'un fort bourrelet interne. Paralophe et métalophe se dirigent vers l'arrière ; ces deux crêtes sont d'égale importance sur P^2, mais le métalophe prédomine sur P^3, alors que c'est l'inverse que nous remarquons sur P^4. Sur P^3 et P^4 existe un anté-crochet placé assez près du bord lingual, dirigé vers l'intérieur et prolongé par une crête qui

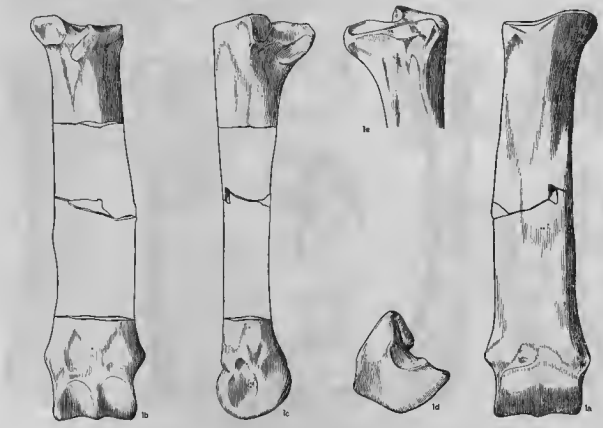


Fig. 42. — *Aceratherium paulhiacensis*.

Troisième métatarsien g., a : face dorsale ; b : face plantaire ; c : face latérale ; d : face proximale ; e : face médiale, Paulhiac (Ph. 585).

Réduit aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

tend à oblitérer la vallée centrale. On peut également noter la présence d'un crochet et d'une crista qui, après usure, peuvent se réunir en isolant une médifossette. Sur P^3, il est difficile, par suite de l'abrasion dentaire, de voir tous les détails de structure ; il semblerait que le métalophe porte un rudiment de crochet, tandis que les deux piliers internes sont soudés et obstruent complètement la vallée centrale. Les molaires conservent des vestiges du cingulum interne ; elles possèdent chacune un crochet et une crista. M^3 présente, en outre, un antécrochet analogue à celui des prémolaires et un métastyle allongé.

L'ensemble des caractères dentaires, en particulier la présence du crochet et de la crista, l'allure particulière de l'antécrochet, le cingulum interne des prémolaires et la longueur du métastyle de M^3, rappelle fortement les traits caractéristiques de la mâchoire supérieure d'*A. platyodon*. C'est d'ailleurs à cette espèce que nous rattachons le fossile de Nicot. Il est également possible que le quatrième métatarsien figuré par Répelin (pl. VI, fig. 3-4) sous le nom de Rhinocéros *sensu-lato*, bien qu'un peu petit, appartienne à la même espèce.

Avec la pièce de l'Agenais nous sommes en présence du jalon le plus ancien sur la lignée qui semble conduire vers les Acérathères de la fin du Miocène. Les liens qui unissent ce rameau avec le groupe des Acérathères oligocènes nous échappent pour l'instant. Nous savons que *Aceratherium (Mesaceratherium)* se retrouve dans des gisements post-aquitaniens, donc existe à côté de *A. Platyodon*. On n'a pas encore découvert de formes de transition entre les deux lignées, formes qui devraient se situer dans des niveaux assez anciens de l'Oligocène.

Genre *DICERATHERIUM* Marsh 1875.

Les Dicérathères constituent un petit groupe assez aberrant chez les Rhinocérotidés. Nous avons vu que la présence de cornes était un phénomène habituel dans cette famille, mais ces cornes sont toujours impaires et se disposent le long de la ligne sagittale du crâne, sur les os nasaux ou sur les os frontaux. Or, fait unique dans cette famille, les cornes des Dicérathères sont accouplées, de part et d'autre du plan de symétrie, à l'extrémité des nasaux. Ces derniers possèdent chacun une forte bosse dirigées vers l'extérieur ; ces bosses sont bien différentes des rugosités paires que l'on rencontre chez les Brachypothères anciens et sur lesquelles ne devait s'insérer qu'une corne unique.

Sous le nom de *Rhinocéros pleurocerus*, le genre *Diceratherium* a été signalé pour la première fois en Europe par Duvernoy (1852) à propos d'un crâne provenant de la région de Gannat. L'âge de ce fossile est assez mal établi. Comme nous l'avions déjà noté, à propos de *Brachypotherium lemanense*, rien n'indique que les carrières situées aux alentours de Gannat soient parfaitement isochrones et l'on ne connaît pas avec précision le lieu d'où a été extraite la pièce étudiée par Duvernoy. Il paraît cependant acquis que tous les restes provenant de cette région appartiennent à un niveau assez élevé dans l'Oligocène sinon même à l'Aquitanien.

L'arrivée des Dicérathères en Europe et en Amérique semble se produire de façon presque synchrone. En effet les formes américaines sont signalées à partir des couches de John Day qui, pour la plupart des auteurs, correspondent sensiblement à notre Aquitanien. Les espèces américaines possèdent une denture un peu plus simple, donc moins évoluée, que celle des espèces de l'ancien monde. Les deux groupes possèdent malgré tout un point commun, l'absence d'un cinquième métacarpien fonctionnel. On peut penser que cette structure était déjà réalisée chez les formes ancestrales communes à ces deux ensembles. La simultanéité presque parfaite de l'immigration des Dicérathères sur le continent américain et en Europe suggère une origine asiatique. On peut se demander s'il est justifié de maintenir les deux groupes dans un même taxon générique malgré cette répartition géographique différente. Mais, outre les points communs que l'on peut relever dans le squelette appendiculaire, Petersen, ainsi que l'a déjà noté R. Lavocat (1951), en possession d'un moulage du crâne de Gannat, n'a jamais songé à le séparer des formes américaines lors de sa monographie des Dicérathères du nouveau monde (1920). Le genre *Diceratherium* est bien représenté dans le gisement de Paulhiac. Quelques ossements semblent indiquer la présence de la même espèce à Laugnac ; elle est accompagnée, dans ce dernier gisement, d'une forme un peu plus grande que certains indices nous conduisent à rattacher au même genre.

Source : MNHN, Paris

Diceratherium pleuroceros (Duvernoy) 1852.

1852 — *Rhinoceros pleuroceros* Duvernoy.
1853 — *Rhinoceros paradoxus* Pomel.
1879 — *Aceratherium croizeti* Pomel, Filhol.
1898 — *Pleuroceros duvernoyi* Roger.
1900 — *Diceratherium minutum* (Cuvier,) Osborn .pp.
1911 — *Diceratherium pleuroceros* (Duvernoy), Roman.
1920 — *Diceratherium pleuroceros* (Duvernoy), Petersen.
1948 — *Diceratherium pleuroceros* (Duvernoy), Schaub et Hürzeler.
1951 — *Diceratherium pleuroceros* (Duvernoy), Lavocat.

Par sa taille plus faible, *D. Pleuroceros* se distingue assez bien des espèces que nous avons déjà décrites. Le gisement de Paulhiac a fourni suffisamment de restes osseux appartenant à cet animal pour nous permettre de reconstituer presque entièrement les membres antérieur et postérieur. C'est également de Paulhiac que provient le crâne, légèrement écrasé, que figure J. Viret (1951) et qui est conservé au Muséum de Bâle. A Laugnac *D. pleuroceros* n'est représenté que par des fragments de métapodes et quelques carpiens.

Crâne et denture.

Le crâne a déjà été décrit par Duvernoy (1852) et Petersen (1920). Modérément allongé, il présente une faible ensellure fronto-pariétale. Dans la région temporale, le processus tympanique vient au contact du processus postérieur de l'arcade zygomatique, ces deux apophyses entourant par suite complètement le conduit auditif externe. Chaque os nasal présente une forte bosse dirigée vers l'extérieur ; il ne fait aucun doute que cet animal possédait deux cornes nasales disposées de part et d'autre du plan sagittal.

L'unique incisive supérieure est une dent à couronne allongée dans le sens mésio-distal ; elle est un peu plus courte (environ 27 mm) que son homologue chez *A. paulhiacensis*. Le profil occlusal de P^1 affecte la forme d'un triangle équilatéral ; à partir d'un ectolophe effilé dans sa portion antérieure puis fortement élargi, se détachent un paralophe grêle et un métalophe un peu plus épais ; protocone et hypocone sont étirés vers l'arrière. Alors que la muraille externe est à peine marquée d'un sillon médian et vierge de tout cingulum, un petit bourrelet, interrompu au niveau de l'hypocone, borde la face linguale. Sur les autres dents jugales, la muraille externe présente une côte au niveau du paracone et un parastyle bien développé. Il reste des vestiges du cingulum externe et, du côté lingual, le bourrelet se limite à la région située entre le protocone et l'hypocone, élevant une petite barrière au débouché de la vallée centrale. A l'exception de P^2 et bien sur de P^1, prémolaires et molaires possèdent un crochet qui s'accentue de P^3 vers M^2 et diminue légèrement sur M^3. L'antécrochet est partout présent mais reste relativement discret. On peut parfois distinguer une ébauche de crista sur certaines dents. Le métastyle enfin atteint un grand développement, lié, semble-t-il, à la forte obliquité du métalophe.

Nous ne possédons que peu de renseignements sur la denture inférieure. Un fragment de mandibule, conservé au Muséum d'Histoire Naturelle de Bâle (Pa 3), porte encore P_3-M_3 et la portion antérieure de M_3. Toutes ces dents sont dépourvues de bourrelet cingulaire. Les vallées du trigonide et de talonide s'ouvrent assez près du collet contrairement à ce que nous avons vu chez *Aceratherium*. Selon Roman (1911), la première prémolaire inférieure de *D. pleuroceros* est plus courte et plus trapue que son homologue chez *Aceratherium*. Nous attribuons à *D. pleuroceros* une fort belle pièce, appartenant à un individu juvénile, qui nous montre la mandibule entière de l'animal (Pb. 1000). De chaque

Source : MNHN, Paris

côté nous pouvons observer une incisive suivie de trois molaires de lait et de M_1 *in statu nascendi*. La branche horizontale est moins haute et moins épaisse que chez un Acérathère de même âge. La branche montante est étroite et présente une apophyse coronoïde haute et effilée. L'incisive possède une couronne allongée dans l'axe mésio-distal (11 mm) et aplati dans le sens vestibulo-lingual (5 mm) ; l'apex est déporté vers l'avant et la portion distale occupe les 4/5 de la couronne. Nous ne pouvons affirmer qu'il s'agit d'une incisive déciduale plutôt que de la première incisive définitive. D_2 est plus courte que chez *A. paulhiacensis* ; le pilier antérieur est muni d'une petite, côté interne, ébauche de la crête bien développée qui existe chez *A. paulhiacensis*. D_3 et D_4 présente à peu près le même dessin dans les deux espèces, mais chez *D. pleuroceros*, la crête antérieure (paralophide) est plus courte, la vallée antérieure moins creusée et plus large.

Membre antérieur.

• *Os longs :*

L'*humérus* n'est représenté que par sa portion distale. Plus petit que celui d'*A. paulhiacensis*, il est plus robuste que les pièces décrites par Roman (1924) sous le nom de *Dicerorhinus tagicus*. La fosse olécranienne semble moins profonde que chez *Aceratherium*.

Le *radius* est à peine plus long que celui de *Dicerorhinus minutus* mais il est plus épais.

L'*ulna* en revanche ne semble guère différente ; sa longueur légèrement plus forte découle de l'importance plus grande de l'olécrâne.

• *Carpe :*

(Fig. 43, 44, 45).

Le *pisiforme* rappelle celui d'*Aceratherium* ; il est cependant moins élargi et les facettes y sont plus petites.

Le *pyramidel* est plus petit et plus trapu que chez *Aceratherium*. Mais les différences demeurent faibles et, dans certain cas, la distinction entre les deux espèces, nous paraît très difficile à établir.

Sur le *semi-lunaire*, la facette supérieure pour le pyramidal est réduite, tandis que l'inférieure, comme chez *Aceratherium*, a un contour semi-circulaire. En vue externe, la facette pour l'unciforme est bien visible. La face dorsale de l'os est élargie.

Le *scaphoïde* est petit et très trapu. Il ne présente pas la tubérosité externo-palmaire qui, chez *Brachypotherium* surtout, indique un contact avec la portion la plus postérieure du semi-lunaire. Comme chez *Brachypotherium*, les deux facettes pour le semi-lunaire font entre elles un angle très obtus ; l'inférieure est très développée. La facette du trapézoïde remonte à peine sur la face dorsale, celle du trapèze n'est pas très importante.

Le *trapèze* présente un contour triangulaire. La facette externe, petite, entre seulement en contact avec le trapézoïde. Une facette supérieure recevait le scaphoïde.

Le *trapézoïde* est plus petit que celui d'*A. paulhiacensis* ; la face dorsale est large, basse, et présente un bord supérieur à peu près horizontal. Du côté externe, une facette plane ou légèrement convexe s'appuyait sur le capitatum ; rétrécie dans sa partie supérieure par une échancrure dorsale, elle occupe toute la portion distale de cette face externe. Du côté médial, la facette pour le trapèze est aussi peu développée que chez *Aceratherium* ; plane ou légèrement convexe elle présente quelques variations en hauteur et en largeur. Comme chez les Brachypothères, les deux facettes latérales restent écartées l'une de l'autre sur la face palmaire. La face distale est légèrement concave dans le sens dorso palmaire et convexe dans le sens latéral ; elle présente également une dépression du côté médial.

Le *capitatum*, par ses proportions, rappelle celui des Brachypothères ; il est cependant plus petit et la facette du troisième métacarpien est plus arquée. La facette antérieure du semi-lunaire et celle pour l'unciforme se trouvent dans un même plan et on ne peut les distinguer. Une pièce provenant de Laugnac fait cependant exception ; les deux facettes y sont séparées par un fin sillon et chacune d'elle est entourée d'un minuscule bourrelet.

Source : MNHN, Paris

Comme l'os précédent, l'*unciforme* rappelle, en plus petit, celui des Brachypothères. La facette du pyramidal est cependant plus réduite et éloignée de celle du cinquième métacarpien. Les facettes correspondant aux quatrième et cinquième métacarpiens font entre elles un angle assez marqué mais moins aigu cependant que chez les Brachypothères. La facette pour le troisième métacarpien est plane ou légèrement concave.

• *Métacarpe :*

(Fig. 43, 44).

Il n'y a pas, bien sur, de premier métacarpien et le cinquième est réduit à l'état de nodule. La patte antérieure de *D. pleuroceros* est parfaitement tridactyle. Les autres métacarpiens sont plus petits et mieux proportionnés que ceux des espèces que nous avons décrites précédemment.

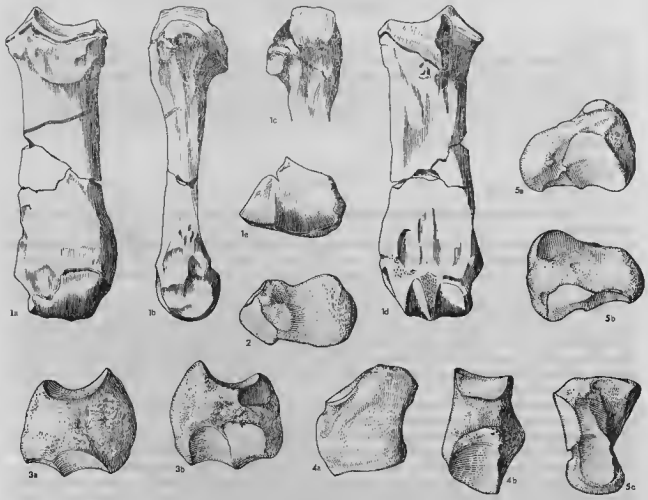


Fig. 43. — *Diceratherium pleuroceros.*

1. — Troisième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face latérale ; d : face plantaire ; e : face proximale, Paulhiac (Ph. M.).
2. — Pisiforme d., face médiale, Paulhiac (Ph. 1284).
3. — Scaphoïde d., a : face dorsale ; b : face latéro-palmaire, Paulhiac (Ph. 1780).
4. — Pyramidal d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (1779).
5. — Semi-lunaire d., a : face latérale ; b : face médiale, c : face distale, Paulhiac (Ph. 1781).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Le *deuxième métacarpien* présente une facette concave pour le trapézoïde. Sur un spécimen de Paulhiac on distingue une petite facette correspondant au trapèze, mais cette facette est absente sur l'unique pièce de Laugnac. Du côté externe, le capitatum s'appuyait sur une facette allongée et fortement inclinée ; au-dessus, respectivement près du bord dorsal et près du bord palmaire, deux petites facettes recevaient le métacarpien central.

Sur le *troisième métacarpien*, la facette proximale pour le capitatum présente des proportions analogues à celles qui existent chez les Brachypothères. La facette pour l'unciforme, de contour trapé-

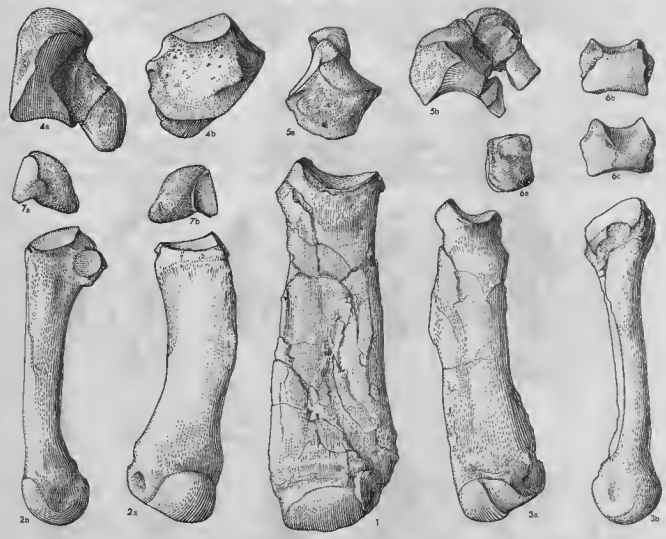


FIG. 44. — *Diceratherium pleuroceros.*

1. — Troisième métacarpien d., face dorsale, Paulhiac (Ph. 1009).
2. — Quatrième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 1009).
3. — Deuxième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face latérale, Paulhiac (Ph. 977).
4. — Unciforme d., a : face médiale ; b : face dorsale, Paulhiac (Ph. 1068).
5. — Capitatum d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 1068).
6. — Trapézoïde d., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face médiale, Paulhiac (Ph. 1068).
7. — Cinquième métacarpien droit, a : face médio-dorsale ; b : face médio-plantaire, Paulhiac (Ph. 1068).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

zoïdal, occupe à peu près la même surface que la facette dorsale du quatrième métacarpien ; la facette palmaire, sur laquelle s'appuyait ce dernier, est assez petite, arrondie ou légèrement ovalaire.

Le *quatrième métacarpien* réservait, pour le métacarpien central, une facette dorsale importante et une facette palmaire également bien développée, arrondie ou sub-quadrangulaire et nettement séparée à la fois de la précédente et de la facette pour l'unciforme. Sur le côté externe de l'os, la facette du cinquième métacarpien est petite et ne se sépare pas nettement de la facette correspondant à l'unciforme.

Le *cinquième métacarpien* est atrophié ; sans articulation distale, il joue le rôle d'un os sésamoïde. Une facette semi-circulaire s'appuyait sur le quatrième métacarpien.

Les phalanges, plus petites que chez les espèces précédentes, ne semblent présenter aucun caractère particulier.

Membre postérieur.

• *Os longs :*

Le *fémur* est plus petit et légèrement plus massif que celui d'*A. paulhiacensis*.

Quelques spécimens de *tibia* pourraient, par leurs dimensions, convenir à *D. pleuroceros* ; leur état de conservation est trop mauvais pour qu'ils puissent livrer des renseignements intéressants.

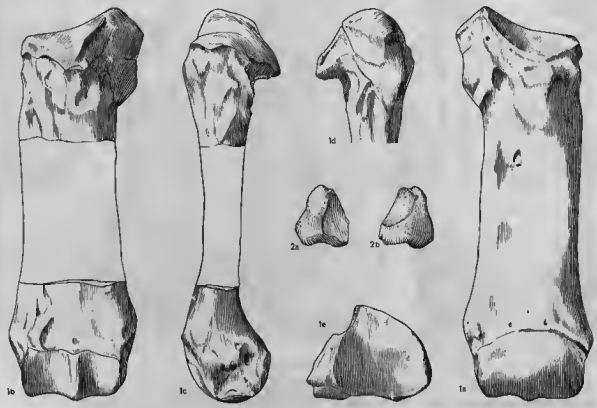


Fig. 45.

1. — *Diceratherium* sp. Troisième métacarpien d., a : face dorsale ; b : face palmaire ; c : face médiale ; d : face latérale ; e : face proximale, Nicot (Lg. M.).

2. — *Diceratherium pleuroceros*. Trapèze d., a : face latérale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 1068).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

FIG. 46. *Diceratherium pleuroceros.*

1. — Astragale d., a : face dorsale ; b : face plantaire ; c : face distale, Paulhiac (Ph. 430).
2. — Naviculaire d., a : face proximale ; b : face distale ; c : face latérale, Paulhiac (Pb. 430).
3. — Cuboïde g., a : face distale ; b : face médiale ; c : face proximale, Paulhiac (Ph. 1037).
4. — Ectocunéiforme d., a : face proximale ; b : face distale, Paulhiac (Pb. 430).
5. — Mésocunéiforme d., a : face proximale ; b : face distale, Paulhiac (Ph. 430).
6. — Entocunéiforme d., a : face dorso-médiale ; b : face latéro-plantaire, Paulhiac (Ph. 430).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

• *Tarse :*

(Fig. 46, 47).

L'*astragale* possède une poulie oblique avec une lèvre latérale bien plus importante que la lèvre médiale. La hauteur de cette poulie est assez faible et elle fait nettement saillie vers l'extérieur. Cet astragale évoque celui des Brachypothères mais il conserve des dimensions plus modestes et l'aplatissement de la face distale y est moins marqué. La facette cuboïdienne est très fuyante et elle apparaît largement en vue plantaire. La foramen astragalien antérieur détermine une échancrure sur la facette du naviculaire. La facette calcanéale antérieure est réduite ; la facette moyenne présente un contour

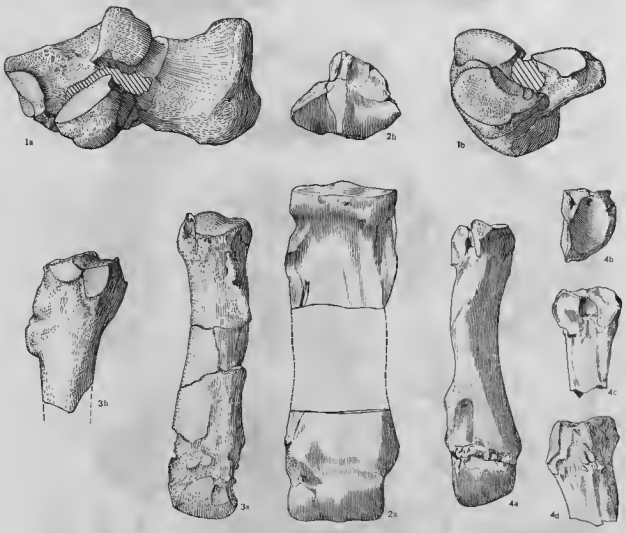


Fig. 47. — *Diceratherium pleuroceros.*

1. — Calcanéum d., a : face médiale ; b : face distale, Paulhiac (Ph. 999).
2. — Troisième métatarsien d., face dorsale, Paulhiac (Ph. 946).
3. — Quatrième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face médiale, Paulhiac (Ph. 946).
4. — Deuxième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face proximale ; c : face latérale ; d : face plantaire, Paulhiac (Ph. 430).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

arrondi, avec (comme chez les Brachypothères) une échancrure due au foramen astragalien antérieur. La facette calcanéale postérieure reste bien séparée de la facette moyenne et ne présente aucun prolongement antérieur.

Le manubrium du *calcanéum* est relativement court, baut et présente un profil évasé. La facette astragalienne postérieure se prolonge vers l'avant. Il existe une facette fibulaire bien développée. La facette cuboïdienne est concave et étroite.

Le *naviculaire* est relativement élargi dans le sens dorso-plantaire. La facette du troisième cunéiforme rappelle tout à fait celle que nous avons décrite chez les Brachypothères. Celle du mésocunéiforme a un contour rectangulaire et celle de l'entocunéiforme est étroite et allongée.

Le *cuboïde* est bas et trapu. La face proximale présente un pincement postérieur ; les facettes réservées à l'astragale et au calcanéum sont décalées l'une par rapport à l'autre ; toute cette face est fortement convexe dans le sens mésio-latéral. La facette postérieure pour le naviculaire est plus reculée vers la face plantaire que chez les Acérathères ; elle forme un angle très saillant avec la facette réservée à l'ectocunéiforme. La face distale, qui reçoit le quatrième métatarsien, présente une profonde dépression.

L'*ectocunéiforme* est relativement plus élevé que chez les Brachypothères mais, comme chez ceux-ci, le diamètre latéral est égal ou supérieur au diamètre dorso-plantaire ; médialement il présente une large facette rectangulaire pour le mésocunéiforme et des facettes distales pour le deuxième métatarsien. Du côté externe, deux facettes s'appuyaient sur le cuboïde.

Le *mésocunéiforme* est moins gros que celui d'*A. paulhiacensis* ; sa face proximale est moins concave. Il s'articule, par toute sa face latérale, avec le cunéiforme externe.

L'*entocunéiforme* présente un relief tourmenté. La facette pour le naviculaire, semi-circulaire, est prolongée par la facette réservée au mésocunéiforme. Celle correspondant au deuxième métatarsien peut être séparée des précédentes. La portion inférieure de l'os est plus étirée que chez les Acérathères.

• *Métatarse :*

(Fig. 47).

Il n'y a aucune trace des métapodes latéraux.

Le *deuxième métatarsien* recevait le mésocunéiforme sur une facette très concave. Latéralement nous voyons deux facettes allongées ; la moitié supérieure de chacune d'elles s'appuyant contre l'ectocunéiforme, l'inférieure contre le métapode central. Sur le bord le plus interne de la face plantaire, une longue facette verticale servait d'appui à l'entocunéiforme.

Sur le *troisième métatarsien*, la facette pour l'entocunéiforme est élargie latéralement et relativement courte dans le sens dorso-plantaire. La facette postérieure pour le quatrième métatarsien ne dépasse pas le bord plantaire de la facette pour l'ectocunéiforme. Médialement, deux facettes semi-circulaires recevaient le deuxième métatarsien et, latéralement, deux autres facettes s'appuyaient sur le métatarsien externe. Ce dernier, comme chez les Acérathères mais à un degré moindre, est rejeté en arrière par l'obliquité de la facette dorsale ; les Dicérathères, quoique de proportions assez robustes, ne présentaient pas l'étalement du pied que nous avons observé chez les Brachypothères. Un peu au-dessous de la face proximale, la diaphyse de l'os émet deux lames allongées qui viennent au contact des métapodes médial et latéral.

Le *quatrième métatarsien* possède une surface relativement petite et arrondie pour recevoir le cuboïde ; à peine concave du côté interne, elle présente une forte convexité dans sa moitié externe. Médialement on observe les deux facettes correspondant au métatarsien central. Un large bourrelet osseux entoure les bords externe et plantaire de la face proximale, déterminant une coulisse tendineuse mieux marquée que chez les Acérathères. Du côté médial, un peu en dessous de la face proximale, se détache une lame osseuse qui vient buter contre la lame antagoniste du troisième métacarpien.

Les phalanges sont plus petites et relativement plus courtes que celles des Acérathères ; cependant elles ne présentent jamais l'étalement latéral de celles des Brachypotbères.

Source : MNHN, Paris

Diceratherium sp.

A côté de fragments de membres que l'on peut ranger sans difficulté dans l'espèce *D. pleuroceros*, le gisement de Nicot, près de Laugnac, a fourni un troisième métacarpien (fig. 45) et un trapézoïde de détermination plus délicate. Leurs caractères morphologiques rappellent tout à fait ceux que nous venons de décrire à partir des pièces provenant de Paulhiac. Leur taille est cependant bien supérieure et se rapproche de celle des Brachypothères. On ne peut cependant les confondre avec ces derniers. Ces deux os pourraient avoir appartenu à un ou deux individus de taille exceptionnelle. Mais devant l'homogénéité que présentent les ossements de Paulhiac en ce qui concerne leurs dimensions, nous hésitons à inclure ces deux pièces dans l'espèce *D. pleuroceros*. Peut être conviendrait-il de les rapprocher d'une forme, décrite par Osborn sous le nom de *Diceratherium douvillei*, et provenant « des sables de l'Orléanais à Beaugency ». La taille de cet animal conviendrait tout à fait pour les fossiles de Nicot. Rien n'indique avec certitude que le Rhinocéros de Beaugency doive entrer dans le genre *Diceratherium*, mais il semble difficile de le classer avec les Brachypothères, les Acérathères ou les Dicérorhinés qui lui sont contemporains. Il est en revanche possible d'envisager que les ossements de l'Agenais, morphologiquement proches de ceux de *D. pleuroceros*, constituent les plus anciens éléments mis au jour d'une lignée de Dicérathères de grande taille, dont nous trouverions une autre manifestation avec l'espèce de l'Orléanais. Il est bien évident qu'une telle hypothèse demeure encore bien hasardeuse, et pour l'instant, nous préférons attribuer les deux os du calcaire de l'Agenais à un Dicérathère d'espèce indéterminée.

Genre *DICERORHINUS* Gloger 1841.

Parmi tous les genres de Mammifères connus à l'Aquitanien, seul *Dicerorhinus* est encore représenté dans la faune moderne. *D. sumatrensis* est un rhinocéros de taille modeste (c'est la plus petite des espèces vivantes de Rhinocérotidés), pourvu de deux cornes, l'une frontale et l'autre, plus importante, implantée dans la région nasale. Cantonné aujourd'hui dans un habitat essentiellement forestier, cet animal tend à se raréfier et semble être en voie d'extinction.

La filiation entre les formes qui vécurent au début du Miocène et le rhinocéros de Sumatra n'est pas établie avec certitude. Il semble même que, pendant le Miocène, le *genre Dicerorhinus* ait été représenté par plus d'une lignée. Il peut, par suite, paraître abusif de maintenir sous une même dénomination générique des formes dont la parenté n'est pas certaine. En attendant une révision détaillée des Rhinocérotidés du Néogène, nous pensons pourtant qu'il est préférable de conserver le nom *Dicerorhinus*, sans avoir trop d'illusions sur la solidité des liens qui unissent les rhinocéros de l'Insulinde à ceux de l'Agenais.

Le genre est surtout représenté dans les gisements de Laugnac et Nicot ; quelques restes provenant de Paulhiac paraissent aussi devoir lui être rattachés. Le crâne, la denture et le squelette appendiculaire de l'espèce aquitanienne ont déjà été décrits par Roman (1924) ; celui-ci disposait des ossements provenant du bassin de Mayence et, en particulier, du magnifique squelette de Buddenheim. Notre travail n'apportera que quelques précisions par rapport à l'ouvrage de Roman.

Dicerorhinus minutus (Cuvier) 1824.

1824 — *Rhinoceros minutus* Cuvier.
1841 — *Rhinoceros incisivus* Cuvier, Blainville p.p.
1853 — *Rhinoceros minutus* Cuvier, Duvernoy p.p.
1859 — *Rhinoceros minutus* Cuvier, Gervais.

Source : MNHN, Paris

1900 — *Diceratherium minutum* (Cuvier), Osborn.
1908 — *Rhinoceros* sp. de Selles sur Cher, Mayet.
1910 — *Protaceratherium minutum* (Cuvier), Ahel.
1911 — *Acerotherium minutum* (Cuvier), Roman p.p.
1924 — *Ceratorhinus tagicus moguntiana* Roman.
1925 — *Ceratorhinus tagicus tolosanus* Astre.
1929 — *Ceratorhinus tagicus* Roman ?, Viret.
1948 — *Ceratorhinus tagicus tolosanus* Astre, Richard.

L'holotype de cette espèce, actuellement conservé au Muséum de Paris, a été décrit par Cuvier (1824, pl. XV) dans la deuxième édition des « Recherches sur les ossements fossiles ». L'auteur disposait de trois dents jugales supérieures, d'un fragment de mandibule, de deux incisives et de débris appartenant au reste du squelette. Cette forme, accompagnée dans le gisement par quelques pièces provenant d'un Rhinocérotidé « de grandeur ordinaire », se caractérisait essentiellement aux yeux de Cuvier par sa taille réduite et il créa pour elle l'espèce *Rhinoceros minutus*. Les fossiles provenaient du hameau de St Laurent, près de Moissac (Tarn) et avaient été trouvées, lors du creusement d'un puits, « sur un des côteaux les plus élevés de ce canton, près de la route qui conduit à Agen et du vallon de la Barguelonne... à soixante douze pieds (22 m.) environ » dans un « limon ». La position stratigraphique des trouvailles a été depuis discutée. Selon Roman (1911) les pièces se trouvaient en compagnie de *Anthracotherium*, *Microbunodon* et *Cadurcotherium*, dans la partie supérieure de la molasse de l'Agenais. L'association des deux Anthracothères et du genre *Cadurcotherium* nous semble parfaitement contradictoire ; ce dernier s'éteint en effet avant que *Microbunodon* n'ait fait son apparition en Europe occidentale. Pour M. Richard (1948), qui se réferre à des notes manuscrites de Noulet, *Microbunodon* n'a pas été trouvé avec le *Rhinoceros minutus* et ce dernier provient de la partie moyenne des molasses de l'Agenais, c'est-à-dire d'un niveau plus ancien. Or tout ceci ne correspond pas à la description de Cuvier. En effet, à une vingtaine de mètres au-dessous du niveau du sol, « sur un des coteaux les plus élevés », nous serions dans l'Aquitanien. De plus, nous avons retrouvé les fossiles figurés par Cuvier dans les collections du Muséum de Paris ; les ossements de *D. minutus* sont seulement accompagnés d'une dent que nous pouvons attribuer à un Brachypothère. Il n'y a aucune trace de *Cadurcotherium* ou d'Anthracothères.

Quelques années plus tard, Blainville reprenait, dans son « ostéographie » (1846) l'étude des rhinocéros fossiles. Prenant, comme il le faisait souvent, le contre-pied des idées de Cuvier, Blainville considérait que le *Rhinoceros minutus* avait été établi à partir de dents lactéales du *Rhinoceros incisivus* (dont le type provient, rappelons-le, du Pontien d'Allemagne). Or il n'est même pas nécessaire d'être un spécialiste pour s'apercevoir que les dents jugales supérieures de Moissac sont la quatrième prémolaire et les deux premières molaires définitives ! Duvernoy (1859) réhabilite le *Rhinoceros minutus* mais lui attribue des dents jugales isolées provenant de Las Peyres (Lot-et-Garonne), qui nous paraissent appartenir au genre *Eggysodon*. Cet auteur remarque également les traits qui rapprochent *D. minutus* de *Diceratherium pleuroceros*. Cette ressemblance entre les deux formes devait, un demi-siècle plus tard, induire en erreur le paléontologue américain Osborn, qui, dans sa révision des Rhinocérotidés européens (1900), plaçait l'espèce de Cuvier dans le genre *Diceratherium*.

Décrite par Roman sous le nom de *Ceratorhinus tagicus* (1911) puis de *C. tagicus moguntiana* (1924), *D. minutus* semble être une espèce cantonnée à l'Aquitanien. Cependant Roman (1924) puis Astre (1925) signalent cette forme à Pechbonnieu, près de Toulouse, dans un niveau qui serait légèrement antérieur à l'Aquitanien. La faune de ce gisement (voir M. Richard, 1948) nous semble peu caractéristique et des documents complémentaires seraient nécessaires pour confirmer l'extension stratigraphique de ce fossile.

Les pièces récoltées à Laugnac et surtout à Nicot comprennent une machoire supérieure, une molaire supérieure isolée, quelques molaires inférieures isolées, des incisives supérieures et des os des membres. Ces derniers vont nous permettre d'apporter quelques précisions sur le squelette de *D. minutus*.

Source : MNHN, Paris

Denture.

Mâchoire supérieure.

L'incisive ressemble à toutes celles que nous avons vu précédemment. Elle est cependant plus petite ; la longueur de la couronne oscille autour d'une vingtaine de millimètres.

Les prémolaires se caractérisent par la persistance d'un bourrelet cingulaire interne encore important. Ceci les éloignent des prémolaires de *D. pleuroceros* sur lesquelles le cingulum lingual a totalement disparu. On note la présence d'une crista et d'un crochet bien développé surtout sur P^3 et P^4. Sur ces deux dents l'extrémité antérieure du crochet peut être divisée. L'antécrochet, à peu près inexistant sur P^2, faible sur P^3, est bien marqué sur P^4. Les molaires présentent un crochet généralement allongé et parfois une crista. L'antécrochet, très saillant et arrondi sur M^1 et M^2, se place dans la partie moyenne du paralophe. Le cingulum interne se réduit à un petit tubercule placé au débouché de la vallée médiane.

Fig. 48. — *Dicerorhinus minutus.*

1. — Scaphoïde g., a : face latéro-palmaire ; b : face dorsale, Laugnac (Lg. M.).
2. — Semi-lunaire d., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face médiale, Laugnac (Lg. M.).
3. — Pyramidal d., a : face dorsale ; b : face médiale, Laugnac (Lg. M.).
4. — Pisiforme d., face médiale, Laugnac (Lg. M.).
5. — Unciforme d., a : face médiale ; b : face dorsale, Laugnac (Lg. M.).
6. — Trapézoïde g., face latérale, Laugnac (Lg. M.).
7. — Capitatum g., a : face médiale ; b : face dorsale ; c : face latérale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Mâchoire inférieure.

L'incisive inférieure est allongée en défense. Ses dimensions sont modestes comparées à celles que nous avons vu chez *Brachypotherium* ou *Aceratherium*, mais sa morphologie est très voisine de celle de ses homologues dans ces deux genres. Les dents jugales que nous avons pu observer ne présentent pas de caractères bien saillants. Il n'y a pas, en général, de bourrelet cingulaire ; Roman en signale toutefois la présence sur une mandibule du bassin de Mayence.

Membre antérieur.
(Fig. 48-49).

L'*humérus* n'est représenté que par une extrémité distale. Elle ne diffère pas des pièces figurées par Roman (1924). Le zeugopode n'a jamais été trouvé dans les gisements de l'Agenais.

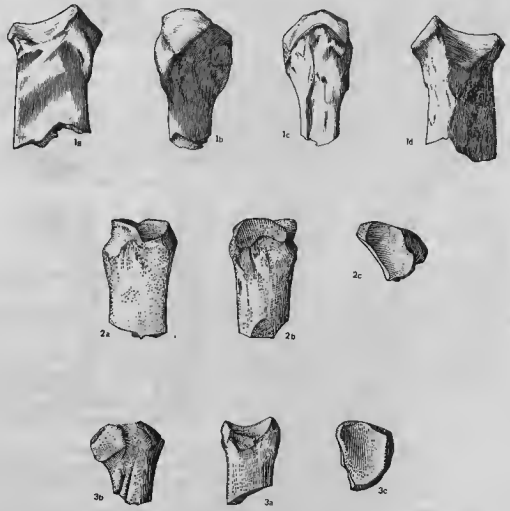


Fig. 49. — *Dicerorhinus minutus.*

1. — Troisième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face médiale ; d : face palmaire, Laugnac (Lg. M.).
2. — Deuxième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face latérale ; c : face proximale, Laugnac (Lg. M.).
3. — Quatrième métacarpien g., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face proximale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces sont réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Le *scaphoïde*, dont nous ne possédons qu'un seul exemple, très abîmé, est petit et semble avoir été relativement plus gracile que celui d'*Aceratherium*.

La face dorsale du *semi-lunaire* est étroite. En vue latérale on remarque que la facette supérieure pour le pyramidal est réduite tandis que celle réservée à l'unciforme est à peine visible. Sur le côté interne, la facette supérieure du scaphoïde semble plus oblique, par rapport au plan sagittal, que chez les autres Rhinocéros de l'Agenais ; mais il s'agit là d'un caractère difficile à apprécier.

Le *pyramidal* présente des proportions plus légères que celles de son homologue chez les Acérathères ; sa face dorsale est relativement plus étroite et plus haute.

Le *pisiforme* rappelle, en plus petit, celui d'*Aceratherium*. Nous ne connaissons pas le *trapèze* de *Dicerorhinus*. *Le trapézoïde*, dont nous n'avons pu observer qu'un seul spécimen, en assez mauvais état, semble proche de celui de *Diceratherium*. Il présente cependant des dimensions plus modestes.

Le *capitatum* est très étroit et très grêle.

L'*unciforme*, comme l'a déjà noté Roman (1924), est très élancé et se rapproche ainsi de celui des *Acérathères*. Cependant la facette pour le cinquième métacarpien se trouve en position très latérale et forme un angle assez fermé avec celle réservée au quatrième métacarpien. La facette correspondant au métacarpien central affecte un profil très concave.

Les métapodes antérieurs sont assez mal représentés dans le matériel de l'Agenais et nous n'avons pu examiner que le deuxième et l'extrémité proximale du troisième.

Le *deuxième métacarpien*, sensiblement aussi long que le métacarpien central que figure Roman (1924) est un os d'allure élancée et légèrement élargi à son extrémité distale. La facette d'articulation latérale est presque exclusivement réservée au capitatum ; la portion qui vient au contact du métacarpien central est réduite à une petite aire triangulaire dans la partie inféro-dorsale. La facette proximale est relativement plus étroite et plus concave que chez les Acérathères.

Le *troisième métacarpien* rappelle tout à fait son homologue dans le genre *Aceratherium*. Cependant la facette médiale, pour le deuxième métacarpien, et la facette latérale, pour le quatrième, sont plus réduites. La surface proximale est aussi plus convexe dans le sens dorso-plantaire.

Le *quatrième métacarpien* rappelle celui des Acérathères.

Membre postérieur.
(Fig. 50).

Seuls quelques éléments du tarse et du métatarse peuvent être attribués au membre postérieur du *D. minutus*.

Le *calcanéum* est petit et gracile. La facette fibulaire est minuscule. La facette astragalienne postérieure présente un profil très convexe et une face antérieure subverticale ; elle est au contact de la facette sustentaculaire qui s'étend également dans un plan sub-vertical.

En vue dorsale, *l'astragale* pourrait s'inscrire approximativement dans un carré. Comme chez les Acérathères, la poulie est élevée et à peine saillante du côté interne ; elle est cependant plus plate et ses lèvres présentent une plus grande symétrie. La facette pour le naviculaire est haute et étroite, celle pour le cuboïde fortement oblique. En vue plantaire, la facette calcanéale postérieure, fortement concave, ne présente pas de prolongement antérieur et s'éloigne ainsi nettement de celle des Acérathères ; elle est en contact avec la facette sustentaculaire.

La face dorsale du *cuboïde* est étroite, de même que les facettes proximales. Comme chez les Acérathères, la facette postérieure du naviculaire se trouve repoussée très en arrière. La facette distale réservée au quatrième métatarsien possède un profil régulièrement convexe, sans trace des dépressions qui existent chez *Aceratherium* et surtout *Diceratherium*.

Le *naviculaire* rappelle, avec des dimensions plus modestes, l'os correspondant chez *A. pauhiacensis* ; on note malgré tout quelques différences dans l'allure des facettes articulaires distales : la digitation plantaire de celle réservée au troisième cunéiforme est un peu plus courte, celle du deuxième cunéiforme présente une surface à peu près plane et celle du premier cunéiforme est bien développée.

Le *deuxième métatarsien*, très grêle, possède une facette proximale relativement étroite et très concave. Les autres facettes diffèrent assez peu de celles qui existent chez *Aceratherium*.

Source : MNHN, Paris

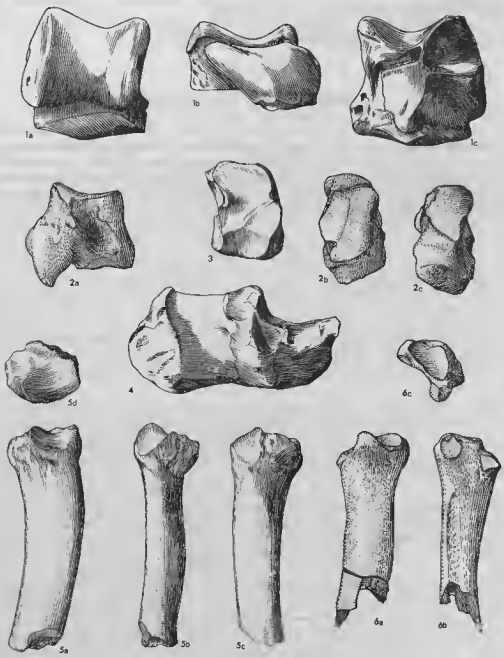


Fig. 50. — *Dicerorhinus minutus.*

1. — Astragale d., a : face dorsale ; b : face distale ; c : face plantaire, Laugnac (Lg. M.).
2. — Cuboïde d., a : face latérale ; b : face proximale ; c : face distale, Laugnac (Lg. M.).
3. — Naviculaire d., face distale, Laugnac (Lg. M.).
4. — Calcanéum g., face médiale, Laugnac (Lg. M.).
5. — Quatrième métatarsien d., a : face dorsale ; b : face médiale ; c : face plantaire ; d : face proximale, Laugnac (Lg. M.).
6. — Deuxième métatarsien g., a : face dorsale ; b : face latérale, Laugnac (Lg. M.).

Toutes les pièces réduites aux 2/3 de la gr. nat.

Source : MNHN, Paris

Le *quatrième métatarsien*, en plus de sa faible taille et de sa gracilité, se distingue de celui d'*Aceratherium* par la concavité de sa facette proximale ; celle-ci correspond d'ailleurs au profil régulièrement convexe que nous avions observé sur la face distale du cuboïde.

FAMILLE DES TAPIRIDAE

Les restes de Tapirs sont extrêmement rares dans les gisements de l'Agenais et nous même n'avons jamais eu l'occasion d'en récolter. A partir de quelques dents isolées, conservées au Muséum de Bâle, Schaub (1928) a détecté la présence à Paulhiac d'une lignée, constituant le genre *Palaeotapirus*, dont les prémolaires manifestent une tendance nette vers l'homéodontie. Cette même lignée se retrouverait à Laugnac, représentée par une seule dent. Dans les deux cas, les fossiles peuvent être rattachés à l'espèce *P. douvillei*.

Source : MNHN, Paris

CONCLUSIONS

Cette étude, qui portait sur les Rongeurs, les Carnivores et les Perissodactyles provenant des sédiments aquitaniens de l'Agenais, nous a permis d'examiner une cinquantaine d'espèces appartenant à une trentaine de genres différents. Certaines de ces formes ont du être considérées comme des espèces nouvelles, d'autres sont signalées pour la première fois dans les gisements de la « Trilogie agenaise ». Au fil des chapitres nous avons essayé de démêler les enchaînements qui, à travers le temps, reliaient ces fossiles, cherchant l'origine et l'avenir de chacune des lignées faisant partie de la faune aquitanienne.

Les variations faunistiques, ou les modifications qui se manifestent le long d'un phylum particulier, permettent d'apporter des renseignements extrêmement précis sur l'âge relatif et la position stratigraphique des divers gîtes de Mammifères fossiles. Les premières de nos conclusions porteront donc sur la succession chronologique des gîtes à Vertébrés dans la région agenaise et leurs rapports avec les autres stations de l'Aquitanien d'Europe ayant fourni des Mammifères fossiles. Pour cette recherche nous avons utilisé plusieurs critères et certains principes qui permettent, selon nous, d'éviter quelques-uns des écueils qui jalonnent une telle tentative. Nous avons donc exposé les contraintes qui président à ce type d'étude et les principales règles qu'il est souhaitable d'observer.

Les conclusions plus strictement paléontologiques se regroupent selon trois rubriques principales :

1 — L'examen des faits historiques révèle l'enchaînement des formes entre elles ; il essaie, en replaçant chaque espèce dans son cadre stratigraphique, de découvrir les connexions qui relient les différents rameaux.

2 — L'étude paléoanatomique rend compte de phénomènes plus généraux. La fin de l'Aquitanien marque en effet une date importante dans l'histoire des Mammifères ; elle précède l'arrivée, dans nos contrées, des éléments américains ou asiatiques qui viennent occuper le vide laissé par la disparition de nombreuses formes autochtones à la fin du Stampien. L'examen des structures des Mammifères aquitaniens permet de préciser, sur le plan évolutif, ses rapports avec les faunes archaïques de l'Eocène et de l'Oligocène et avec celles, plus récentes du Miocène.

3 — Ces études donnent un aperçu sur quelques modalités qui ont accompagné les modifications évolutives dans les groupes de Mammifères envisagés. On aperçoit le rôle important joué par les phénomènes d'accroissement différentiel de certains organes dans la divergence qui amène la naissance d'un nouveau rameau et par les évolutions parallèles qui, dans des lignées voisines, aboutissent à la réalisation de types morphologiques identiques.

D'un point de vue taxonomique, la nécessité, devant laquelle nous nous sommes trouvé, de créer de nouveaux taxons ou d'utiliser les termes déjà existants, nous a conduit à envisager la notion d'espèce en Paléontologie et, de façon plus générale, le problème que pose la classification zoologique appliquée à la paléontologie. Ces considérations feront l'objet de la troisième partie des conclusions.

Enfin resteront à examiner les conditions géographiques qui régnaient lors du dépôt des sédiments aquitaniens. Les renseignements que nous possédons, exception faite de ceux concernant la faune, restent assez peu nombreux. Malgré les données de la Géologie, beaucoup d'éléments hypothétiques demeureront.

CONCLUSIONS D'ORDRE STRATIGRAPHIQUE

Une revue générale des fossiles décrits au cours de ce travail nous permettra de jeter les premières bases de ce paragraphe. Nous avons déjà, lors de la mise en place géologique et au fur et à mesure

Source : MNHN, Paris

de l'étude systématique, précisé les rapports qui existent entre les trois gisements de l'Agenais. Nous disposerons donc la liste des espèces reconnues dans chacun des gisements en suivant l'ordre chronologique et en reliant par un pointillé celles pour lesquelles nous avons envisagé une filiation.

PAULHIAC	MOISSAC I	LAUNAC
.....	.....	.....
Eucricetodon collatum	Eucricetodon aff. collatum.....	Eucricetodon aquitanicum
Peridyromys murinus.....	Peridyromys cf. murinus	Peridyromys occitanus
!	Peridyromys cf. brailloni.....	Peridyromys brailloni
!	Vasseuromys priscus.....	Vasseuromys rugosus
Branssatoglis concavidens		
Branssatoglis fugax.....	Branssatoglis fugax	
Glirudinus glirulus	Glirudinus glirulus	
		Glirudinus cf. modestus
	Steneofiber eseri.....	Steneofiber eseri
Heteroxerus paulhiacensis.....	Heteroxerus paulhiacensis	
Heteroxerus lavocati		
Rhodanomys schlosseri		
	Ritteneria manca	
		Pseudotheridomys parvulus
Plesiosminthus cf. myarion	Plesiosminthus myarion	
Cephalogale ginesticus		
Cephalogale ursinus		
Haplocyon elegans.....	.....	Haplocyon elegans ?
Haplocyon crucians.....	.....	? Haplocyonoides mordax
Haplocyonopsis crassidens		
	Cynelos rugosidens.....	Cynelos rugosidens
		Cynelos lemanensis
Amphicyon cf. astrei.....	.....	Amphicyon cf. astrei
Ysengrinia tolosana.....	.....	Ysengrinia sp.
Amphicyonidé indét. I		
Amphicyonidé indét. II		
Plesictis solidus.....	.....	Plesictis aff. solidus
		Plesictis laugnacensis
Plesictis palustris		
Plesictis cultellatus		
Plesictus sp. I		
Plesictis sp. II		
	Palaeogale minuta.....	Palaeogale minuta
		Plesiogale angustifrons
		Amphictis aginensis
		Herpestides collectus
Proailurus lemanensis.....	Proailurus lemanensis	Proailurus lemanensis
Brachypotherium lemanense.....	.....	Brachypotherium aginense
Aceratherium paulhiacensis		Aceratherium platyodon
Diceratherium pleuroceros.....	.....	Diceratherium cf. pleuroceros
		Diceratherium sp.
Dicerorhinus cf. minutus	.....	Dicerorhinus minutus
Palaeotapirus cf. douvillei	.....	Palaeotapirus cf. douvillei

Source : MNHN, Paris

1 — Les gisements de l'Agenais.

Avant de préciser les relations que présentent entre elles les faunes de l'Agenais, il est nécessaire de donner les caractères des associations faunistiques qui les précèdent ou qui les suivent directement.

A quelques kilomètres de Villeneuve-sur-Lot, à mi-chemin entre Paulhiac et Laugnac, le gisement de La Milloque a fourni une faune de Vertébrés devenue classique. La position stratigraphique de cette station, quelques mètres à peine au-dessous du calcaire blanc de l'Agenais, indique déjà son antériorité par rapport au gisement de Paulhiac. Les Mammifères de La Milloque peuvent se diviser en deux groupes : de nombreuses espèces se retrouvent à Paulhiac sans transformations morphologiques majeures, une partie de la faune se perpétue sans grand changement d'un gisement à l'autre, ce qui dénote un âge assez voisin ; en revanche un grand nombre de formes n'apparaissent plus dans les gisements aquitaniens. Les Anthracothères, si caractéristiques du Stampien et représentés à ce niveau par *Anthracotherium magnum* et *Microbunodon minimum*, ont totalement disparu, de même que les Créodontes, *Hyaenodon milloquensis*, *H. gervaisi*, et le groupe entier des Rongeurs Théridomorphes. A l'échelle géologique, l'extinction de ces formes apparaît comme un phénomène extrêmement brutal. Avant même que certaines lignées aient eu le temps de se transformer, d'autres ont brusquement cessé d'exister.

Dans des niveaux de l'Armagnac superposés au calcaire gris de l'Agenais, se trouve le gisement d'Estrepouy. Le genre *Eucricetodon* existe à Estrepouy comme à Laugnac. Nous avons séparé, à l'aide de critères biométriques, deux espèces distinctes : l'une à Laugnac *E. aquitanicum*, l'autre à Estrepouy *E. infralactorense*. Mais, sur le graphique, on constate que l'écart de taille, qui sépare les Cricétidés d'Estrepouy de ceux de Laugnac n'est guère plus important que celui qui existe entre les formes de Paulhiac et de Moissac. Nous avons déjà exposé les raisons qui nous conduisaient à placer une coupure spécifique entre la forme du calcaire gris de l'Agenais et celle des molasses de l'Armagnac. L'une d'elles réside dans le fait qu'il existe d'importantes différences faunistiques entre les deux gisements qui nous ont fourni ces Rongeurs. Avec l'horizon d'Estrepouy nous voyons apparaître, pour la première fois en Europe des Cervidés à bois, d'origine asiatique, et des Équidés nord-américains avec le genre *Anchitherium*. Ce sont les associations animales du Miocène qui se manifestent brusquement à Estrepouy. La faune aquitanienne s'intercale ainsi entre une zone qui présente un cachet faunistique typiquement oligocène et un niveau plus récent dans lequel on rencontre des formes nouvelles, jusqu'alors inconnues dans nos régions ; son originalité réside dans la perte partielle du cachet oligocène, consécutive à l'hécatombe qui marque la fin du Stampien, et à l'absence des immigrants qui caractériseront l'époque suivante. Du point de vue des associations de Mammifères, l'Aquitanien est un étage de transition. Chacune des espèces qu'il renferme a une origine autochtone, et la plupart d'entr'elles continueront leur histoire en compagnie des éléments neufs arrivés au Burdigalien.

La liste de fossiles donnée au début de ce paragraphe, montre que l'on ne retrouve que très rarement une espèce identique à la base et au sommet de l'Aquitanien ; lorsque cela se produit, il faut en général incriminer la rareté du matériel qui ne permet pas d'établir de distinctions bien nettes. En effet, chaque fois que l'abondance des fossiles a permis une étude approfondie, nous avons pu voir qu'il existait des différences sensibles entre les pièces provenant de chacun de ces niveaux.

Le gisement de Moissac I est situé à un niveau intermédiaire entre ceux de Paulhiac et de Laugnac. La présence dans la faunule de Moissac I de certains éléments comme *Ritteneria*, *Vasseuromys* et *Peridyromys* cf. *brailloni*, place ce gisement à un échelon plus récent que Paulhiac. Mais inversement, le faible degré d'évolution de *Vasseuromys*, la petite taille de *Palaeogale* et de *Steneofiber*, la structure primitive d'*Eucricetodon* vieillissent cette station par rapport à Laugnac. Il semble même, d'après les résultats de l'étude du genre *Eucricetodon*, que l'écart temporel qui a séparé la formation des gisements de Moissac I et de Laugnac soit plus important que celui qui s'est écoulé entre les dépôts de Paulhiac et de Moissac. La station du Bas-Quercy est plus proche de Paulhiac et du calcaire blanc que de Laugnac et du calcaire gris.

Par l'abondance et la variété de leur faune et par leur position stratigraphique bien déterminée au centre d'un grand bassin sédimentaire, les gisements de Paulhiac et de Laugnac constituent d'excellents repères chronologiques. J. Hürzeler (1945) les considérait comme parfaitement représentatifs

Source : MNHN, Paris

de l'Aquitanien inférieur et de l'Aquitanien supérieur. L. Thaler (1966) les a choisis comme gisements-types de deux zones « biochronologiques ». Entre ces niveaux il existe une lacune qui laisserait la place à un troisième repère biostratigraphique. Le gisement de Moissac 1 ne saurait cependant remplir cette fonction par suite de la pauvreté de sa faune ; en effet nous n'y avons récolté qu'un nombre limité d'espèces, toutes de petites tailles. D'autre part nous avons vu que Moissac n'était pas situé au milieu de « l'intervalle temporel » qui sépare les stations du calcaire blanc et du calcaire gris de l'Agenais, mais était beaucoup plus proche de Paulhiac ; ériger Moissac 1 en niveau-repère obligerait à chercher, pour des raisons de symétrie, un autre gisement susceptible de fournir un jalon chronologique entre Moissac et Laugnac, ce qui multiplierait peut être à l'excès les graduations faunistiques au sein de l'Aquitanien. Dans l'état actuel des connaissances il n'existe pas, en Aquitaine, de faune vraiment représentative de la partie moyenne de l'Aquitanien.

2 — Comparaison avec les gisements français de l'Aquitanien.

— La première de nos comparaisons portera sur un des gisements français les plus célèbres celui de Saint-Gérand-le-Puy. On ne peut cependant conserver l'idée d'*un* gisement de Saint-Gérand-le-Puy. En effet, sous ce nom fut réuni tout un ensemble de stations de Limagne bourbonnaise dont le synchronisme n'est pas démontré. Au cours de ce paragraphe, comme dans tout ce travail d'ailleurs, le terme Saint-Gérand ne recouvrira que la faune provenant de trois gisements : ceux de Langy, d'où furent extraits la plupart des fossiles étudiés par Pomel, de Montaigu-le-Blin et de Chaveroches.

Comparée à celle de Paulhiac, la faune de Saint-Gérand-le-Puy présente un cachet plus moderne *Eucricetodon « gerandianum »* serait plus évolué qu'*Eucricetodon collatum* ; nous avons reconnu, chez les Gliridés, une forme proche de *Vasseuromys*, genre absent à Paulhiac ; *Haplocyon crucians* possède une carnassière inférieure plus tranchante qu'à Paulhiac ; les restes de denture supérieure de Brachypothères présentent, dans l'ensemble, un degré de complication plus grand que celui qui existe chez *B. lemanense*. En revanche, les fossiles de Saint-Gérand sont certainement plus anciens que ceux de Laugnac. Les formes du calcaire gris, lorsqu'elles prolongent celles de Limagne, sont plus grandes *(Palaeogale, Plesiogale, Steneofiber)* ou plus évoluées *(Brachypotherium, Eucricetodon)*. Saint-Gérand est donc assez proche de Moissac ; on retrouve dans les deux cas *Steneofiber* de même *taille, Ritteneria, Plesiosminthus myarion*, mais l'aspect primitif d'*Eucricetodon* à Moissac, la faible taille de l'unique dent de *Palaeogale* nous incitent à vieillir un peu le gisement du Bas-Quercy par rapport à Saint-Gérand. Ce dernier serait donc situé plus près que Moissac de la partie supérieure de l'Aquitanien.

— Le gisement de Bouzigues s'est formé à une époque voisine de celle où se déposait la marne fossilifère de Laugnac et, selon L. Thaler (1966), la faune est identique dans ces deux stations. Une étude statistique portant sur les Cricétidés et les Gliridés a montré (de Bonis, 1970) qu'il n'en était rien. *Eucricetodon* et surtout *Peridyromys brailloni* sont légèrement plus grands à Bouzigues qu'à Laugnac. Les deux analyses concordent parfaitement et, de plus, nous avons vu, au cours de ce travail, que l'identité de *Peridyromys occitanus*, à Bouzigues et à Laugnac, tendait à montrer que, à la fin de l'Aquitanien, les relations étaient possibles entre l'Aquitaine et le Languedoc, qui formaient peut-être une même province géographique. L'écart qui sépare Laugnac de Bouzigues tend à rapprocher ce dernier de l'horizon d'Estrepouy. Mais il subsiste entre les deux une différence fondamentale ; à Bouzigues les espèces typiques des faunes miocènes (*Anchitherium*, Cervidés à bois...) ne sont pas encore représentées.

— Le gisement d'Eoulx (Basses-Alpes), découvert depuis peu (Flandrin, Mein et Truc, 1968), serait, selon ses inventeurs, plus récent que celui de Laugnac et contemporain de celui de Bouzigues ou à peine plus ancien. La liste des fossiles mis au jour dans cette station comprend des carnassiers *(Cynelos lemanensis, Stenogale)* et des Artiodactyles *(Amphitragulus)* peu caractéristiques d'un niveau déterminé. Les Lagomorphes partagent leurs affinités entre les formes de l'Aquitanien moyen et celles de l'horizon d'Estrepouy. Certains des Rongeurs trouvés sont absents dans ces niveaux en Languedoc et en Aquitaine *(Ritteneria, Heteromyoxus)*, d'autres ne sont pas très caractéristiques *(Palaeosciurus feignouxi, Heteroxerus* aff. *paulhiacensis)*, mais quelques-uns d'entre eux se retrouvent dans les gîtes

Source : MNHN, Paris

de Laugnac et Bouzigues et leur évolution est suffisamment rapide pour donner d'intéressantes indications stratigraphiques ; il s'agit de *Peridyromys occitanus*, *P. brailloni*, *Eucrictodon* aff. *infralactorense*, *Ligerimys* aff. *lophidens*, « *Muscardinulus* » *bouziguensis* (= *Glirudinus* cf. *modestus*). Mais toutes ces formes sont susceptibles d'exister aussi bien à Laugnac qu'à Bouzigues, y compris *E.* aff. *infralactorense*, qui peut être rapproché d'*E. aquitanicum*, et *Ligerimys* aff. *lophidens*, difficile à séparer des *Pseudotheridomys* aquitaniens les plus évolués. Cette liste de faune permet certes de voir que le gisement d'Eoulx doit être rapporté à la partie supérieure de l'Aquitanien, mais seule une étude statistique pourrait apporter davantage de précisions.

— Le gisement de Gans, connu depuis un demi-siècle, n'a pas encore suscité de travaux importants. La liste des fossiles donnée par M. Richard (1948) n'est pas très caractéristique, mais montre que Gans n'est sûrement pas loin du niveau du calcaire blanc. Pour M. Ringeade (1967), Gans serait légèrement plus ancien que Paulhiac et plus récent que Coderet, donc que La Milloque. Cet auteur appuie ses dires sur l'examen de quelques restes de Rongeurs dont la signification ne permet sûrement pas d'apporter un tel luxe de précisions. *Eucrictodon collatus*, *Rhodanomys schlosseri* et *Pseudotheridomys parvulus* demanderaient une étude plus sérieuse pour contribuer à une zonation aussi fine. Quant à *Peridyromys* sp. et « *Sciuridae* gen. et sp. indéter », leur intérêt, en l'absence de détermination précise, est pratiquement nul d'un point de vue stratigraphique.

— En dehors du bassin d'Aquitaine, l'Aquitanien marin est connu le long du littoral languedocien et rehausse l'intérêt présenté par certains gîtes de Vertébrés terrestres. Déjà Roman (1919) avait signalé la présence, dans les marnes de Fontcaude, de *Palaeotapirus douvillei*, espèce caractéristique de l'Aquitanien continental. A une date plus récente, un nouveau gisement, celui de La Paillade, a été découvert près de Montpellier dans des séries surmontées, en concordance, par les couches marines de Fontcaude et signalé dans une note de H. Capetta, M. Ringeade et L. Thaler (1966). Mais il existe certaines contradictions dans cette publication. Pour les auteurs, « l'absence de plusieurs lignées de Rongeurs... paraît en faveur de la zone de Paulhiac » et « un premier essai d'évaluation du degré d'évolution atteint par le *Pseudotheridomys* de La Paillade, semble bien permettre de l'exclure de la zone de Coderet ». Or quelques lignes plus loin, ils précisent que « l'antériorité de La Colombière par rapport ... à La Paillade demande à être contrôlée » (La Colombière correspond approximativement à l'horizon de La Milloque ou de Coderet) et placent dans un tableau le gisement de La Paillade au même niveau que celui de Coderet.

M. Hugueney (1969), après une étude approfondie des Eomyidés de La Paillade, pense que ce gisement pourrait être légèrement plus récent que celui de Paulhiac mais plus ancien que Haslach (Aquitanien moyen). C'est également notre impression. Cette datation précise encore les rapports qui existent entre les premiers gisements de Mammifères de l'Aquitanien et la transgression qui marque le début de l'étage. Elle semble confirmer les corrélations établies entre le calcaire blanc de l'Agenais (et la faune de Mammifères de Paulhiac) et les marnes bleues de La Brède, premier terme de la série aquitanienne.

— Nous ne mentionnerons ici que pour mémoire le gisement de Pyrimont-Challonges (Savoie). En effet, J. Viret et J. Hürzeler (1937) ont montré qu'il y avait là un mélange de faune rassemblant des fossiles dont l'âge s'échelonne du Stampien moyen à l'Aquitanien moyen.

3 — Comparaison avec les autres gisements aquitaniens.

Il est difficile d'établir un parallélisme étroit entre les gisements de la « Trilogie agenaise » et ceux qui, hors de France, peuvent être rapportés à l'Aquitanien. La difficulté majeure réside dans le manque de documents précis concernant toutes ces stations. La plupart des travaux sont soit trop anciens soit trop sommaires pour permettre d'aller au delà d'équivalences approximatives. On peut, en règle générale, placer chacune de ces stations dans une des trois divisions majeures de l'Aquitanien (inférieure, moyenne, supérieure).

A la base nous trouvons par exemple le gisement de Boudry près Neuchatel (Suisse), avec une faune qui rappelle celle de Paulhiac. Les stations de La Chaux près Sainte Croix (Suisse), du Bassin

Source : MNHN, Paris

de Mayence (Buddenheim, Weisenau...) ou d'Ulm ont une allure plus moderne mais ne contiennent pas encore les espèces caractéristiques du calcaire gris de l'Agenais. Celles-ci se rencontrent dans le bassin Nord de Francfort dont la faune correspond à l'Aquitanien supérieur.

4 — Les subdivisions au moyen des faunes de Mammifères terrestres.

a) *Méthodes utilisées.*

Il existe deux possibilités pour établir une échelle stratigraphique à l'aide de restes de Vertébrés disparus. Chacune a été utilisée avec plus ou moins de bonheur, certains auteurs adoptant, par ailleurs, un compromis dans lequel l'une et l'autre jouent un rôle.

A. — Avec l'avènement de la pensée transformiste, prit naissance le désir d'utiliser les modifications graduelles de la morphologie, qui affectaient les êtres vivants à travers le temps, pour établir une suite de points de repères, de jalons stratigraphiques, le long des séries géologiques. Dès la fin du XIX^e^ siècle, Gaudry écrivait que « les genres et les espèces ne sont que des nuances par lesquelles les types ont passé dans leurs évolutions ». Chaque genre ou chaque espèce correspond donc à un palier bien défini qui reflète l'ancienneté de la forme animale ainsi caractérisée. Gaudry fut parfois amené à créer de toutes pièces de fausses séries évolutives, abusé par des passages morphologiques qui reliaient des fossiles appartenant à des lignées totalement différentes. Mais le principe de la méthode était posé. Après l'extension des idées de De Vries sur le mutationisme, de belles études portant sur les invertébrés ou sur les Vertébrés mettaient en lumière des successions de formes qui conduisaient de façon naturelle d'un type zoologique à un autre type zoologique ; chaque petite étape de cette évolution, fruit d'une « saltation », était baptisée « mutation » ; mais ces « mutations » n'avaient rien de commun avec le phénomène que la génétique moderne décrit sous le même nom. Pour Depéret, il existait des « mutations ascendantes », lorsque l'on remontait un phylum vers des époques plus proches de nous, et des « mutations descendantes » lorsque l'on s'enfonçait dans la profondeur des temps géologiques. Liée ou non à l'idée de mutation, cette méthode permet une approche nuancée de la chronologie du Tertiaire. Les lignées de Mammifères se modifient rapidement et permettent des subdivisions très fines. L. Thaler (1965-1966) a repris ce type d'investigation en le liant à la notion de « biochron ». Celui-ci correspond à la « durée d'existence d'un taxon ». Il permet de placer des zones et des sous-zones « fondées en principe sur les degrés d'évolution des représentants de certaines lignées » et qui seraient donc des « unités de même nature » que le « biochron ». Cette suite de zones permet d'établir un cadre chronologique indépendant de l'échelle stratigraphique utilisée par les géologues.

B — Une deuxième méthode de datation à l'aide des Mammifères fossiles consiste à utiliser les bouleversements faunistiques qui jalonnent l'histoire de cette classe de Vertébrés. Cuvier, dans ses « Révolutions du globe », avait noté ces modifications profondes de la vie animale au cours des temps géologiques ; après une période de prospérité, un cataclysme détruisait toute trace de vie animale dans une région du globe et les espèces disparues étaient remplacées par des formes venues d'ailleurs. On avait ainsi une faune « diluvienne », une fauce « miocène », une faune « paléothérienne ». Cette méthode, qui aboutit à des subdivisions particulièrement nettes, présente un grave inconvénient. Entre deux « révolutions », demeure un espace de temps pendant lequel ne se produit aucun remaniement fondamental et que l'on ne peut subdiviser. La première méthode, qui permet une échelle moins discontinue, occulte les phénomènes importants que sont les migrations, les extinctions, les grands changements faunistiques liés généralement à des bouleversements géologiques majeurs. Elle conduirait, par exemple, à passer du Secondaire au Tertiaire par une suite de petits niveaux établis en étudiant l'évolution d'une quelconque lignée de petits Mammifères et laisserait dans l'ombre l'extinction des grands Reptiles et le changement complet du monde animal qui s'effectue à ce niveau. En outre on peut remarquer que les coupures placées le long d'un rameau sont totalement arbitraires. L'attribution des grades successifs s'effectue souvent en fonction de facteurs personnels. Le fait d'introduire la notion de « biochron » ne change rien à ce problème, le « biochron » n'est pas une entité objective mais une vue de l'esprit : la durée d'existence d'un taxon est celle que le systématicien consent à lui attribuer. Cette

Source : MNHN, Paris

notion semble d'ailleurs réintroduire l'idée des « mutations », non pas au sens de la génétique moderne, mais avec l'acception qui était celle des transformistes du début du siècle, en particulier Depéret. L'utilisation d'une seule lignée-guide est, de plus, insuffisante pour établir des corrélations, même à des distances assez faibles. Nous avons vu, au cours de ce travail, que le genre *Eucricetodon* présentait d'importantes variations d'ordre géographique entre la Limagne et l'Aquitaine. Or il s'agit justement de la lignée-guide choisie par L. Thaler à ce niveau. Son emploi nous conduirait, non seulement à ne pas différencier Paulhiac de Coderet, mais, en tenant compte de la différence de taille, à inverser l'ordre chronologique. Il paraît donc nécessaire d'utiliser un système synthétique découlant de ces deux méthodes afin de bénéficier de leurs avantages et d'éviter leurs inconvénients.

C — L'évolution régulière des Mammifères nous permet d'établir une échelle stratigraphique extrêmement serrée. Encore faut-il pour cela ne pas se contenter d'une seule lignée-guide, quelle que soit la rapidité de ses transformations, mais utiliser toutes les possibilités que nous offre l'éventail faunistique. Il est préférable de s'appuyer à la fois sur des Mammifères de grande taille et sur de petites formes. Les secondes, par leur abondance, et souvent la rapidité de leurs changements morphologiques, constituent d'excellents marqueurs chronologiques. Mais leur petite taille, entrainant des aires individuelles restreintes, les soumet à d'importantes variations géographiques. Pour pouvoir établir des corrélations à distance, il faut utiliser des espèces de taille élevée dont l'aire de répartition est plus large et les modifications spatiales plus faibles. Une telle échelle, fondée sur le degré d'évolution de plusieurs lignées de Mammifères, doit être accouplée avec celle, plus large, qui repose sur les bouleversements faunistiques. Nous avons déjà cité l'exemple des gisements de Coderet et de Paulhiac qui montre avec quelle rapidité s'établit une telle coupure.

Certains critères doivent nous guider dans le choix des gisements destinés à servir de repère dans cette échelle stratigraphique. Tout d'abord il convient de préciser qu'un gisement n'a pas de durée, à l'échelle géologique s'entend. Il ne peut donc servir à caractériser une zone, ou une sous-zone qui, elles impliquent une notion de durée. Sans cela on arrive à des situations curieuses ; ainsi la « zone de Coderet » possède deux « sous-zones », celles de Rickenbach et de Küttingen. Or, comme vient de le préciser M. Hugueney (1969), Küttingen est très proche de Coderet ; la faune est presqu'identique dans les deux gisements, aux variations géographiques près. En revanche, Rickenbach est plus ancien ; on y trouve une faune bien différente et l'on voit mal comment ce gisement pourrait constituer une « sous-zone » dans une « zone » dont il ne possède presque pas d'éléments. On pourrait quelques fois caractériser une zone par la présence d'une forme animale. Ainsi l'ensemble de gisements formé par Rickenbach, La Milloque, Küttingen a été placé par Stehlin dans la « zone à Microbunodon ». Effectivement ce petit Anthracothère arrive en Europe par migration au niveau du gisement de Rickenbach et s'éteint après Küttingen, donc après une existence relativement brève dans nos régions. Mais bien rares sont les Mammifères qui se comportent de façon analogue ; en général une lignée subsiste au moins pendant l'intervalle qui séparer deux changements faunistiques majeurs et ne peut servir à caractériser une petite tranche de temps. Les graduations d'une échelle stratigraphique basée sur les Mammifères fossiles sont constituées par les gisements, qui sont des jalons ponctuels : nous avons vu que, pendant l'Aquitanien, chacune des stations que nous avons pu étudier en détail se trouvait à un niveau géologique particulier, constituait un maillon dans une série qui allait depuis Paulhiac jusqu'à Bouzigues en passant par Moissac I, Saint-Gérand-le-Puy et Laugnac. Pour cinq gisements nous avions cinq âges différents. Parmi ces stations, certaines peuvent être choisies comme repères. Elles doivent, selon nous, répondre à plusieurs conditions : la faune doit y être abondante et variée, pour permettre, le cas échéant une définition statistique de quelques formes et laisser à la disposition du chercheur un grand nombre de lignées comprenant des espèces de toutes tailles. Il faut donc récuser *a priori* les gisements perdus, mal localisés ou n'ayant livré qu'une faune trop pauvre.

Les subdivisions, pour être facilement utilisables, ne doivent pas être trop serrées. En effet, sans cela il serait difficile de placer sur ce canevas les stations n'ayant fourni qu'un matériel limité ne permettant pas une approche biométrique très fine.

Pour être plus précise, une telle succession de repères chronologiques gagnera beaucoup à être établie de façon locale à partir de gisements stratifiés. Le premier cadre de ce type de travail sera donc un grand bassin sédimentaire. Nous pensons qu'il faut, en outre, essayer d'établir au fur et à mesure

Source : MNHN, Paris

la jonction entre l'échelle chronologique fondée sur les Mammifères fossiles et celle établie d'après les formations marines et utilisée par l'ensemble des géologues. Un dialogue permanent doit s'instaurer pour que les résultats de ce type d'étude ne soient pas réservés à un groupe restreint d'initiés mais se répandent parmi tous ceux qui s'intéressent aux problèmes de stratigraphie.

b) *Les subdivisions de l'Aquitanien.*

Les gisements de l'Agenais étudiés dans le présent travail répondent à la plupart de ces conditions, exception faite de Moissac I. Bien que selon L. Thaler (1966) « aucun des gisements de Mammifères terrestres attribués à l'Aquitanien (des mammalogistes) ne (puisse) être mis clairement en corrélation avec un dépôt marin aquitanien certain », il nous paraît difficile de trouver un niveau pour lequel les relations soient mieux établies, à moins de rencontrer des Mammifères fossiles dans les stratotypes mêmes qui servent de références aux étages géologiques. L'exemple des séries continentales de la « Trilogie agenaise » et de leurs gisements de Mammifères me semble particulièrement bien choisi pour illustrer les parallélismes qu'il est possible d'établir entre les formes terrestres et les séries marines, même si l'Aquitanien n'est pas un véritable « étage », au sens moderne du terme, et même si son stratotype ne constitue que l'élément de base d'un véritable cycle sédimentaire.

Du point de vue paléomammalogique, l'Aquitanien se sépare des niveaux précédents par une modification faunistique importante. L'horizon qui le précède est celui de La Milloque ; il contient encore une faune archaïque dont une grande partie disparaît avec le début de l'Aquitanien. Sans établir une relation de causalité, on ne peut manquer d'observer que ce phénomène coïncide avec la phase regressive qui marque la fin du Stampien.

Le premier horizon aquitanien est celui de Paulhiac. Pendant tout le reste de l'étage on n'observe aucune modification faunistique importante, ebaque lignée se perpétue jusqu'à l'horizon supérieur de Laugnac. Entre les deux horizons que nous venons de signaler, nous avons vu qu'il était possible de placer un autre repère ; mais il n'existe encore aucun gisement pouvant remplir ce rôle dans le bassin d'Aquitaine.

L'Aquitanien est suivi par l'horizon d'Estrepouy. Proche de celui de Laugnac en ce qui concerne le degré d'évolution de la faune, il s'en distingue par la présence de formes immigrantes et marque une coupure importante, qui coïncide avec le début véritable de la première transgression du Néogène (la légère avancée de la mer aquitanienne constitue seulement le prélude de cette transgression). Faire entrer l'horizon d'Estrepouy dans une « sous-zone » de la « zone » de Laugnac, comme le font certains auteurs, constitue un véritable « barbarisme » paléontologique. Une échelle stratigraphique fondée sur les résultats de l'étude des Mammifères fossiles doit marquer nettement l'opposition fondamentale qui sépare les gisements de Laugnac et d'Estrepouy.

CONCLUSIONS PALÉONTOLOGIQUES

1 — Résultats d'ordre systématique et phylétique.

Rongeurs.

Les lignées de Rongeurs se raréfient à l'aurore de l'Aquitanien. Cet ordre est celui qui paye le plus lourd tribut lors de l'extinction massive qui fauche les formes oligocènes après l'horizon de La Milloque. Mais une famille, celle des Gliridés, manifeste une vitalité remarquable. Nous avons pu suivre le processus de différenciation qui, à partir de formes primitives, amène l'apparition de rameaux nouveaux qui se divisent à leur tour. L'espèce *Peridyromys murinus* semble être à l'origine de plusieurs formes distinctes qui se détachent pendant l'Aquitanien pour former de nouveaux taxons qu'il est possible d'élever jusqu'au rang générique. L'un au moins se prolonge assez loin dans le Miocène. Le genre *Glirudinus* est celui qui présente l'aspect le plus moderne. *G. glirulus* rappelle le Loir actuel par la planéité de la face occlusale de ses molaires et *G.* cf. *modestus* pourrait s'orienter vers le Muscardin.

Source : MNHN, Paris

Les Cricétidés sont représentés dans nos gisements par une lignée unique dont nous avons pu étudier différents stades morphologiques. L'évolution de ce rameau a surtout permis d'établir des repères chronologiques et de mettre en évidence des phènomènes de croissance différentielle dans des lignées voisines aboutissant à la formation de taxons séparés.

Les autres groupes de Rongeurs, Eomyidés, Zapodidés Castoridés et Sciuridés, apportent moins d'éléments nouveaux. L'étude des deux premiers présenterait un grand intérêt si des fouilles nouvelles venaient compléter le matériel existant et combler les lacunes qui existent entre certains gisements.

Carnivores.

L'examen des *Cephalogale* de l'Aquitanien de l'Agenais a exigé une étude globale du genre. Celle-ci a démontré que les lignées s'enracinaient profondément au cœur de l'Oligocène et que leur divergence avait été extrêmement précoce. Au niveau des Phosphorites du Quercy, les principaux rameaux sont déjà individualisés. Le long de ceux-ci, les différents grades spécifiques résultent de l'augmentation générale de taille et des différences de proportions dues à l'allongement allométrique de certaines molaires. Cette analyse des *Cephalogale* oligo-aquitaniens renforce l'hypothèse selon laquelle ce genre serait directement à l'origine des *Hemicyon* du Miocène.

La famille des Amphicyonidés était bien représentée dans nos collections surtout en ce qui concerne la sous-famille des Haplocyoninés ; dans cette dernière un genre nouveau, *Haplocyonopsis*, a été décrit et les liens qui existaient entre les différentes formes oligocènes ont pu être précisés. Une vision d'ensemble est plus difficile chez les Amphicyoninés ; les lacunes concernant les formes qui vécurent pendant l'Oligocène sont encore nombreuses et, malgré cela, le groupe s'annonce extrêmement touffu.

L'ensemble des formes mustélines est remarquable par sa diversité puisque dans l'Agenais une dizaine d'espèces ont été décelées dont certaines étaient jusque là inconnues et que le gisement de Saint-Gérand-le-Puy a aussi fourni une dizaine d'espèces différentes de celles d'Aquitaine. Parmi elles, le genre *Plesictis* occupe une place privilégiée par l'abondance et la diversité de ses formes ; il est impossible pour l'instant de retrouver l'agencement véritable qui relie cette multitude de rameaux. Dans un même gisement on passe d'une espèce à l'autre par des variations insensibles et les phénomènes de convergence contribuent à obscurcir la question. Il faut conserver au genre *Plesictis* une acceptation très large qui englobe à la fois les fossiles du Quercy et les espèces aquitaniennes. Entre les deux niveaux on peut observer une modification d'ensemble du genre mais il est impossible de détailler l'évolution de chacune des lignées.

Rhinocérotidés.

La structure du groupe est simple, le nombre de genres s'élève à quatre seulement. Les Brachypothères évoluent assez rapidement pour que nous puissions distinguer deux espèces dans l'Aquitanien. Les Dicératbères présentent également deux espèces, mais dont les liens mutuels ne sont pas établis avec clarté. Il en est de même pour les Acérathères alors que les Dicérorhinès ne comprennent qu'une seule espèce.

2 — Paléoanatomie.

— Les Rongeurs se présentent, dans l'ensemble, à un stade évolutif qui peut être considéré comme miocène. Ce sont surtout les Gliridés qui sont à l'origine de ce faciès relativement moderne. La couronne de leurs dents jugales n'est pas moins spécialisée que chez les espèces actuelles. Les tubercules primordiaux ont presque toujours disparu, fondus dans les rides d'émail. Le dessin occlusal est souvent très compliqué et on connaît déjà deux groupes chez lesquels la planéité des couronnes peut être comparée à celle qui existe chez le Loir ou le Muscardin. Il semble que, très vite, la famille des Gliridés se soit hissée au zénith de son développement ; la suite de son histoire fera apparaître de nombreuses modifications de détail mais ses spécialisations essentielles sont déjà acquises. Les Cricétidés,

Source : MNHN, Paris

avec l'unique genre *Eucricetodon*, ne diffèrent pas de façon fondamentale de leurs successeurs du Miocène. *E. aquitanicum* est parvenu à un degré d'évolution jamais atteint par les Cricétidés oligocènes et qui ne sera pas tellement dépassé par les espèces du Miocène. Les Eomyidés donnent cependant une teinture un peu archaïque à cette faunule de Rongeurs ; non par leur présence, car on retrouve des *Eomys* bunodontes (donc plus primitifs que les *Rhodanomys* aquitaniens) jusqu'à des niveaux élevés du Miocène, mais par leur abondance.

— Les Carnassiers en revanche sont encore assez loin des formes miocènes. Ce phénomène n'est pas très sensible chez les *Amphicyon* qui continuent une même démarche évolutive depuis la base de l'Oligocène jusqu'au sommet du Miocène ; encore pourrait-on dire que les espèces aquitaniennes sont moins lourdes que celles qui leur succèdent. Il l'est davantage chez les Ursidés. Le genre *Cephalogale* est un héritage des couches profondes de l'Oligocène ; ses transformations n'ont pas encore altéré son allure élégante. De ce point de vue, on peut dire que l'Aquitanien clôt une époque et voit en quelque sorte le point culminant de cette première phase de l'histoire des Ursidés. Dès le Burdigalien du genre *Cephalogale* aura basculé vers des formes plus franchement ursoïdes aux molaires dilatées, épaisses et massives. Les félins, avec l'unique *Proailurus lemanensis*, appartiennent encore à la faune oligocène et leur arrière-crâne les rattache incontestablement aux Paléofélidés. Mais *Proailurus* constitue peut-être le fil ténu qui relie les « chats » de l'Oligocène aux félidés modernes. Chez les Mustelidés nous avons vu que l'éventail des spécialisations était très large. On y retrouvait en quelque sorte les mêmes modèles qui s'étaient déjà épanouis à l'Oligocène inférieur. Cependant, certains traits structuraux montrent qu'un pas a été franchi depuis le niveau des Phosphorites du Quercy. Le trigonide de la carnassière s'est ouvert, par recul et souvent réduction du métaconide, certaines dents ont disparu. Il semble que le groupe soit enfin prêt pour s'engager sur certains des chemins qui conduisent vers les formes modernes. Mais il ne s'agit encore que d'ébauches incertaines et, sur ce point, la faune des carnassiers aquitaniens diffère de celle du Miocène dans laquelle on retrouve rapidement la plupart des sous-familles actuelles. Les carnassiers aquitaniens, vu dans leur ensemble, conservent une bonne partie de cette « fraîcheur » structurale que Teilhard de Chardin se plaisait à retrouver chez les Carnivores du Quercy ; ils forment une véritable étape de transition entre ces derniers et la faune moderne.

— Nous nous trouvons, avec les Rhinocérotidés, devant une ambiguïté analogue à celle que nous avons rencontré chez les Carnassiers. Les quatre genres que nous avons reconnus à l'Aquitanien se séparent nettement de l'ensemble des groupes oligocènes. La région frontale des mâchoires a perdu les canines et, chez toutes les espèces aquitaniennes, on assiste à la prépondérance de la première incisive supérieure et de la deuxième incisive inférieure. Cependant ces Rhinocérotidés conservent dans leur anatomie des caractères archaïques. En premier lieu, quel que soit leur degré de complication, toutes les dents jugales sont basses, aucun de ces animaux n'a encore pris la voie de l'hypsodontie. Les crânes ne présentent toujours pas la forme ensellée caractéristique des Rhinocéros du Miocène supérieur et des Rhinocéros actuels. Les cornes, lorsqu'elles existent, sont réduites à de modeste boursouflures et n'atteignent jamais un très grand développement. Il faut encore citer le membre antérieur qui demeure tétradactyle sur la moitié des formes aquitaniennes. Il semble donc que, pour les Rhinocéros, comme pour beaucoup de Carnivores, l'Aquitanien constitue un étage de transition. Débarassé des formes les plus primitives de l'Oligocène, (Ronzothères, Amynodontidés, Hyracodontidés), le groupe n'a pas commencé, ou à peine, son évolution vers les types qui nous sont familiers.

— En résumé, il est difficile de caractériser en peu de mots la faune de l'Aquitanien. Le terme de « faune stampienne appauvrie », qui lui a été attribué quelquefois, nous paraît trop limité et assez loin de la vérité. Certes, après les extinctions massives qui succèdent à l'horizon de La Milloque, le nombre de lignées qui subsistent dans l'Aquitanien s'est considérablement amenuisé. Mais il faut noter que ces lignées représentent presque toujours celles qui se sont le mieux dégagées des caractères archaïques, celles qui vont le plus loin dans leur adaptation vers les types modernes. L'hécatombe stampienne constitue en quelque sorte une « épuration » des faunes oligocènes.

On a pu comparer les ensembles faunistiques du Miocène à certaines associations actuelles. Ainsi il est courant de considérer comme « indo-malaise » la faune du Miocène moyen et comme « africaine » la faune de Pikermi. Rien de semblable n'est possible à l'Aquitanien, le cachet faunistique est trop ancien, mais il ne résulte pas d'un simple appauvrissement des associations stampiennes. On peut

Source : MNHN, Paris

considérer la faune aquitanienne comme la dernière et la plus évoluée des faunes vraiment archaïques. Elle a exprimé toutes les tendances qu'on peut qualifier d'oligocènes et, malgré des modifications assez intenses pendant la durée de l'étage, elle forme un monde en équilibre. Elle porte en elle une bonne partie des associations faunistiques qui vont lui succéder mais il manque, en général, à ses composants, la dernière touche qui les fera basculer parmi la faune miocène et il manque, à son panorama d'ensemble, les espèces immigrantes qui apporteront une teinte originale aux gisements du Miocène.

3 — Problèmes d'évolution.

a) *Les parallélismes évolutifs.*

Au cours de ce travail, nous avons eu l'occasion d'évoquer l'apparition de structures identiques à l'intérieur de lignées distinctes. Ces phénomènes d'homoplasie affectaient chaque fois des formes apparentées de façon assez étroite, ils entrent donc dans la catégorie des parallélismes évolutifs. Cette catégorie s'oppose à la notion de convergence qui ne recouvre que les homoplasies rencontrées dans des groupes dépourvus de tous liens de parenté. Si quelquefois, en décrivant nos observations, le terme de convergence a été utilisé, c'était toujours au sens propre du mot.

Les parallélismes se manifestent à l'intérieur de chacun des ordres étudiés, en particulier chez les Gliridés (Rongeurs), les Rhinocérotidés (Périssodatyles), les Ursidés et les Mustélidés (Carnivores), mais à chaque fois avec des modalités différentes.

Gliridés.

Les Gliridés expriment, pendant l'Aquitanien, un parallélisme certain dans leur développement. Les formes primitives paraissent avoir été relativement simples. *Peridyromys murinus* et surtout *Gliravus* ne possèdent qu'un nombre limité de crêtes. L'évolution, dans les rameaux qui dérivent de ces formes de base, s'accompagne, en général, de l'éclosion de crêtes supplémentaires et de certains épiphénomènes tels que fermetures de vallées ou légers changements de direction des crêtes du trigone. Ces modifications s'observent simultanément, ou avec un léger décalage, dans des lignées voisines et affectent indifféremment des formes à couronne plate *(Glirudinus)* ou fortement concave *(Vasseuromys)*.

Rhinocérotidés.

Les parallélismes évolutifs sont extrêmement sensibles dans la famille des Rhinocérotidés. On peut décomposer ce groupe de Périssodactyles en deux stades principaux. Après la réduction de la partie antérieure des mâchoires qui permet aux Rhinocéros véritables de s'éloigner des familles voisines, a dû se produire (dans l'hypothèse d'un monophylétisme de la famille) une phase de différenciation. Cette dernière semble reposer en grande partie sur les modifications du squelette appendiculaire. Ensuite chaque groupe entre, de façon indépendante, dans une deuxième phase marquée, pour chacun d'entre eux, par une série de transformations :

— complication de la face triturante des dents jugales et molarisation des prémolaires, tendance vers l'hypsodontie ;
— apparition progressive de protubérances cornées dans la région nasale, ou dans la région frontale, ou dans les deux régions à la fois ;
— modification de la forme du crâne qui adopte un profil ensellé très caractéristique, tandis que la région temporo-occipitale se rétrécit.

Cette progression se produit dans chaque rameau mais à des rythmes différents. Nous avons vu que, pendant l'Aquitanien, certains genres précédaient les autres en ce qui concerne l'un ou l'autre de ces caractères. Les Brachypothères et les Dicérathères possèdent déjà des rudiments de cornes, qui font défaut aux autres genres ; les Dicérathères et les Diceroryhinés présentent des dents jugales très compliquées. On essaie parfois de relier le degré d'évolution d'un phylum à un instant donné avec sa capacité à survivre plus ou moins longtemps. On conclut en général que ce sont les formes les moins

Source : MNHN, Paris

évoluées, les moins spécialisées, qui survivent le plus longtemps. Or le seul phylum aquitanien que nous retrouvions encore de nos jours, le genre *Dicerorhinus*, se trouve être, en ce qui concerne la denture et le squelette, un des Rhinocéros les plus évolués de cette époque. Les Brachypothères et les Acérathères, plus primitifs, se sont éteints avant lui.

Carnivores.

a) *Cephalogale.*

Nous retrouvons, chez le genre *Cephalogale*, un phénomène assez semblable à celui qui vient d'être décrit chez les Rhinocéros. Après une phase de dispersion initiale, que nous n'observons pas directement, le genre, fraîchement issu des Amphicynodontidés, se trouve subdivisé en plusieurs lignées reconnaissables à l'allure particulière de leurs prémolaires. Pendant la durée des dépôts phosphatés du Quercy, tous les rameaux subissent un changement identique qui consiste en un simple accroissement de taille. Vers le sommet de l'étage Stampien, sitôt finie la formation des phosphorites, se manifeste une tendance nouvelle qui amène, alors que la taille générale continue à croître, les molaires à s'allonger considérablement par rapport au reste de la denture. Des différences dans les taux d'accroissement des diverses dents augmentent alors l'écart qui existe entre les lignées. Nous observons ici une modalité qui n'apparaissait pas chez les Rhinocéros : c'est le synchronisme des transformations morphologiques.

b) *Mustélidés.*

Nous avons déjà insisté sur certains phénomènes propres à cette famille, en particulier sur la tendance assez répandue à acquérir une denture plus coupante. La structure des Mustélidés est beaucoup trop complexe pour que nous puissions analyser, comme pour les autres groupes, les étapes morphologiques de ces adaptations parallèles. On peut seulement remarquer que, pendant l'Oligocène et l'Aquitanien, il est possible de distinguer deux types de processus qui amènent tous les deux une denture plus tranchante. L'un, le plus ancien, conduit vers des formes aux carnassières et aux prémolaires présentant une allure féline ; il se traduit par les genres *Palaeogale* et *Stenogale*. L'autre reste dans un domaine morphologique qui semble plus naturel pour un Mustélidé et arrive à des animaux qui soit imitent les Belettes et les Putois *(Plesiogale)*, soit peuvent être considérés comme leurs ancêtres possibles *(Plesictis cultellatus)*.

Conclusions.

Ces phénomènes d'évolution parallèle ont déjà suscité l'intérêt de nombreux paléontologues et plusieurs tentatives d'explication ont été avancées. Certains auteurs font appel à la structure génétique commune des diverses lignées ; celles-ci porteraient en elles tous les caractères parallèles qui apparaissent au cours de l'évolution du groupe. Ceci revient à dire qu'il existe une certaine préadaptation des animaux aux conditions qu'ils connaîtront plus tard. On peut penser aussi que quelques-unes des modifications sont liées à un facteur de croissance et ne se manifestent qu'à partir d'une certaine taille, si toutefois les conditions extérieures le permettent ; il s'agit d'un cas particulier de l'explication précédente. Il est possible aussi que les caractères, qui se développent de façon indépendante, soient justement ceux pour lesquels la fonction adaptative est la plus élevée.

En ce qui concerne les Gliridés, il paraît logique de considérer que la multiplication des crêtes constitue un avantage certain pour l'animal. Le rôle de meules joué par les dents jugales ne peut qu'être amélioré par des rides supplémentaires. Le parallélisme s'expliquerait par une réaction, commune à toutes les lignées, vers un meilleur fonctionnement des mâchoires. En outre il se peut que, chez les Gliridés, le choix des combinaisons soit assez limité. Selon Westoll, « toute modification du génotype dont le résultat serait un grave désordre dans la chaîne des organisations, serait presque certainement léthale ; ce seul fait semble conduire à une certaine « canalisation » de l'évolution ». Pour les Gliridés, les modifications ne seraient possibles que dans le domaine restreint du nombre de crêtes et de leur inclinaison plus ou moins accentuée par rapport au plan sagittal. Les parallélismes deviennent dans ce cas inévitables. Chez les Rhinocéros, la complication des dents jugales ne saurait surprendre ; c'est

Source : MNHN, Paris

là un processus que l'on peut rencontrer à l'intérieur de la plupart des groupes d'herbivores. Les replis d'émail et l'hypsodontie apportent un rendement nutritif plus élevé et procurent donc un avantage certain. Il n'y aurait là qu'un phénomène d'orthosélection. Encore que ceci n'explique pas que le processus utilisé ait été exactement le même, au moindre détail près, dans chacun des rameaux.

Le problème de l'apparition des cornes, assez clair si l'on envisage une seul lignée, s'obscurcit singulièrement lorsque l'on s'aperçoit que des protubérances cornées prennent naissance de façon indépendante dans toutes les lignées de Rhinocéros et que, pour couronner le tout, elles peuvent apparaître en des endroits différents (extrémité des nasaux, partie moyenne des mêmes os, frontaux), être unique ou disposées par deux (et dans ce dernier cas se trouver dans un même plan transversal ou à la suite l'une de l'autre).

Chez les *Cephalogale*, on peut considérer la croissance de taille qui se manifeste au niveau des Phosphorites du Quercy comme un phénomène essentiellement banal. Mais, parvenue à un certain seuil, elle déclenche une suite de processus différenciés. Parmi ceux-ci, l'augmentation des parties tuberculeuses des mâchoires correspond à une nourriture plus variée que le seul régime carné. Cette modification se produisant dans toutes les lignées, on est conduit à supposer un mode de vie et une nourriture analogues pour toutes les espèces. Pourtant, si les caractères odontologiques ont quelque signification, les prémolaires basses et tranchantes de la lignée de *Cephalogale depereti* annoncent un mode de vie plus prédateur que celui qui se traduit par les prémolaires courtes, globuleuses et réduites de *C. ginesticus* ou *C. brevirostris* ; il est vrai que c'est dans ce rameau que l'accroissement de la partie broyeuse des mâchoires est le moins marqué.

Les phénomènes de parallélisme paraissent extrêmement fréquents en Paléontologie et jouent un rôle non négligeable dans les processus évolutifs. Il est difficile d'en donner une explication vraiment satisfaisante et valable dans tous les cas. Il semble cependant que l'influence du génome y soit assez importante pour que des animaux, directement apparentés, manifestent, et souvent au même instant, les mêmes tendances évolutives et les réalisent par des processus identiques.

h) *Vitesse évolutive.*

Les modifications qui se produisent le long d'un rameau de Mammifères, s'effectuent à des allures différentes en fonction des groupes considérés et des organes intéressés. Certaines des variations, celles qui affectent la taille en particulier, peuvent être l'objet de mesures précises et servir d'étalon pour évaluer la vitesse d'évolution d'un groupe animal. Il s'agit en général de vitesses relatives car rares sont, au niveau de l'Aquitanien, les datations absolues qui nous apporteraient un degré de précision suffisant. En faisant l'hypothèse d'une vitesse de croissance à peu près constante, il est possible d'avoir une approximation satisfaisante de l'intervalle temporel qui sépare deux gisements de Mammifères ; une telle approche peut être encore améliorée par l'étude simultanée de plusieurs lignées. Il nous a ainsi été possible de préciser, à l'aide de quelques lignées de Rongeurs, le temps relatif qui s'était écoulé entre les gisements du Stampien supérieur, Paulhiac, Moissac, Laugnac, etc...

La vitesse avec laquelle se déroulent certaines transformations joue un rôle important dans les modalités évolutives. La croissance de certains organes peut se faire à un rythme différent, modifiant les rapports entre les parties de l'organisme. Ce phénomène appelé allométrie de croissance, apparaît avec une grande netteté dans le genre *Cephalogale* vers la fin du Stampien et accentue la divergence qui existe entre les lignées.

Un autre phénomène d'accroissement se manifeste au niveau des groupes d'individus et change les rapports de dimension entre diverses populations. Ce phénomène peut jouer un rôle dans la spéciation concernant deux ensembles allopatriques, mais pour des groupes sympatriques il ne peut contribuer qu'à accentuer une divergence déjà présente dans le génome. C'est, semble-t-il, ce dernier type que nous avons observé chez les Gliridés. Un premier groupe paraît s'être détaché de la lignée *Peridyromys murinus — occitanus* au milieu de l'Aquitanien ; sa taille augmente assez rapidement alors que celle de la lignée originelle ne varie pas. Par la suite ce groupe se divise en deux ; la division semble déjà effectuée à la fin de l'Aquitanien bien que l'on puisse pas encore la traduire dans la taxonomie. Elle est très nette au Burdigalien. Cette divergence est due à des taux différents d'augmentatoin de taille.

Source : MNHN, Paris

PROBLÈMES DE TAXONOMIE

1 — Remarques sur l'espèce en paléontologie.

Considérée par certains comme la clef de voûte de la classification zoologique, l'espèce a subi bien des vicissitudes en ce qui concerne sa définition. Ce concept, qui paraissait relativement simple aux naturalistes de l'école linéenne, s'est singulièrement compliqué avec l'accumulation de connaissances consécutive aux travaux des naturalistes des deux derniers siècles. Les premiers critères qui ont servi à définir la notion d'espèce étaient d'ordre morphologique, l'espèce étant représentée par la collection d'individus « qui se ressemblent plus entre eux qu'il ne ressemblent aux autres ». En fait on s'aperçut rapidement que, à l'intérieur d'une même communauté d'individus, les différences d'ordre sexuel ou les modifications dues à l'implantation géographique (qui amènent la formation des sous-espèces, des races et des variétés) déterminaient des écarts appréciables entre les composants appartenant pourtant à une seule espèce. D'un autre côté, il arrive que des individus apparemment identiques d'un point de vue morphologique doivent être rangés dans des espèces différentes. Il faut alors faire appel à de nouveaux critères. Le comportement des animaux pourra par exemple, venir au secours du systématicien en apportant les éléments discriminants que refuse l'examen morphologique. Mais un des points essentiels parmi ceux qui entrent en jeu dans la définition d'une espèce consiste dans la possibilité, pour un des individus de la collection envisagée, de transmettre n'importe lequel des caractères génétiques qu'il possède aux descendants des autres membres de la collectivité. C'est le critère de l'interfécondité qui fait que les produits de deux individus appartenant à une même espèce sont susceptibles de se reproduire à leur tour en transmettant les propriétés génétiques de leurs parents. Il semble cependant qu'aux yeux de certains zoologistes, l'interfécondité puisse être contestée à son tour. J. B. Haldane signale des croisements possibles entre des poissons appartenant à des genres différents (*Xiphophorus* et *Platypoecilus*) ; au niveau de l'espèce, les croisements ne seraient pas rares. Les ichthyologistes utilisent-ils des critères différents de ceux des autres vertébristes pour définir leurs taxons ou les Poissons possèdent-ils des modes particuliers de spéciation dans lesquels le comporte ment jouerait un rôle essentiel ? Ceci rejoint un phénomène mis en évidence par les généticiens, et qui concerne les formes entre lesquelles l'interfécondité est possible mais ne se produit jamais pour des raisons de comportement et qui de ce fait constituent des « espèces naissantes ».

Le paléontologue est loin de disposer des atouts que possèdent le zoologiste et le généticien modernes. Les problèmes de comportement et d'interfécondité lui échappent totalement.

La dispersion géographique d'une population, tout comme au sein des espèces actuelles, amène des variations dans les phénotypes observés. Un obstacle majeur, inhérent à l'étude de ce phénomène en Paléontologie, réside dans le manque d'information sur le synchronisme précis des gisements qui fournissent le matériel fossile. Cependant, en présence d'une faune abondante et diversifiée, les facteurs de classement ne manquent pas et l'on peut arriver à un degré d'exactitude très satisfaisant sur l'âge des dépôts. De plus lorsque l'on bénéficie de la chance de saisir des séquences évolutives assez longues qui se déroulent dans des endroits différents, le synchronisme parfait des formations ne joue plus qu'un rôle très secondaire. Ainsi nous avons pu suivre, depuis les gisements de l'Oligocène terminal jusqu'à ceux du sommet de l'Aquitanien, le comportement morphologique d'un rameau du genre *Peridyromys*. La succession temporelle des gîtes de Mammifères fossiles a permis d'observer les grandes lignes de l'évolution de cet ensemble qui, nettement différencié en formes géographiques dans les couches les plus anciennes, tend vers un type plus uniforme au niveau de l'Aquitanien supérieur. Le genre *Eucricetodon* constitue aussi un bon exemple de différenciation géographique.

Jusqu'ici les questions qui se sont posées à nous ne différaient guère, dans leur essence, de celles auxquelles se heurte le zoologue. Le problème prend une dimension nouvelle lorsque l'on en vient à

Source : MNHN, Paris

considérer les modifications d'une population à travers le temps ; à partir de là commence la notion proprement paléontologique de l'espèce. Les déterminations des premiers paléontologues furent facilitées par la rareté et l'aspect discontinu des documents. En effet, s'il est facile de distinguer par des appellations taxonomiques différentes des fossiles appartenant à un même rameau à condition qu'ils soient séparés par un espace de temps considérable, cela devient plus délicat lorsqu'ils ne sont séparés que par un intervalle assez faible et donc par des nuances morphologiques. Déjà au début de ce siècle, surtout à propos des Invertébrés, l'abondance des trouvailles dans un même gisement amenait certains chercheurs à évoquer le problème des variations d'une même forme au sein d'un gîte fossilifère. Depéret (1919) pouvait écrire à ce sujet : « La multiplication des noms spécifiques est devenue dans certaines mains tellement débordante, qu'il n'y a plus d'espèce et qu'il ne reste plus que des individus ». Cette idée a été développée par H. Tintant (1949, 1966) pour qui : « l'étude des populations implique ... un traitement statistique des données ». Une collection d'individus appartenant à une même espèce doit, pour chacun de ses caractères, présenter une courbe de fréquence normale. Les spécimens inclus dans l'aire de cette courbe normale et situés assez loin de la moyenne peuvent présenter entre eux des différences appréciables ; ils n'en font pas moins partie de la même espèce. Le premier point, lors de l'étude d'une population, sera donc l'examen de sa variabilité. La difficulté réside maintenant dans la séparation des niveaux successifs au sein d'une forme animale qui se transforme sans solution de continuité. Il ne nous paraît pas possible d'appliquer le principe proposé par certains chercheurs selon lesquels les unités taxonomiques successives doivent être telles que « les différences morphologiques entre les parties correspondantes de ces unités soient de même ordre que celles existant entre les unités horizontales de même rang, dans le même groupe ou dans les groupes alliés ». D'un point de vue théorique cette définition peut avoir quelque valeur, mais en pratique il est difficile de doser les différences horizontales » entre groupes voisins et de les assimiler aux « différences verticales » à l'intérieur d'un phylum donné qui sont souvent d'une nature différente. En fait, on pourra séparer deux populations successives lorsque le test statistique utilisé pour les comparer sera significatif. Une séparation spécifique sera alors justifiée. Doit-on attendre, pour cela, que l'écart entre elles soit suffisamment grand pour qu'un certain pourcentage de spécimens puissent, en tant qu'individus particuliers, être distingués spécifiquement (90 %, 95 % 99 %) ? Nous ne le pensons pas. Cette dernière position a pour but de mettre le chercheur à même de donner un nom d'espèce à un maximum de spécimens isolés. Or ce n'est pas là un problème qui, sur le fond, nous paraisse très important, l'essentiel est de déterminer les populations et non les individus. S'il fallait proposer un seuil au delà duquel il est permis de placer une coupure spécifique, ce ne pourrait être qu'un seuil statistique de signification. Mais ce n'est même pas possible car il est bien évident que ce seuil sera fonction de la nature des caractères envisagés, de leur nombre et de leur signification. Pour donner un exemple, nous avons vu que, à la fin de l'Oligocène, *Peridyromys murinus* possédait sans doute des variétés géographiques ; celles-ci se reconnaissaient en particulier au pourcentage d'individus possédant ou non une crête accessoire sur la face occlusale des molaires. Connaissant la *tendance* générale de cette lignée qui la mène vers la perte des crêtes accessoires, il est bien évident que, dans les terrains de la fin du Stampien ou du début de l'Aquitanien, un test du Chi^2 (comparant les pourcentages d'individus présentant des molaires pourvues d'une crête accessoire dans chacune des populations) très significatif ne sera pas suffisant pour nous amener à créer une espèce nouvelle.

D'un point de vue pratique, on doit être amené, lorsque cela est possible, à choisir comme station-type d'une espèce nouvelle, un gisement servant aussi d'horizon-repère. Si l'échelle stratigraphique, établie à partir des gisements de Mammifères, possède des échelons assez rapprochés, cela ne devrait pas poser de gros problèmes. Un exemple typique est celui des espèces *Eucricetodon aquitanicum* et *E. infralactorense*. Les analyses de variance portant sur les dimensions des molaires sont toutes hautement significatives et chacune de ces formes se trouve dans un horizon-repère. Si, à Moissac I, nous avions récolté un échantillon d'*Eucricetodon* plus important, nous n'aurions pas envisagé de créer un nouveau taxon pour les mêmes raisons qui nous ont empêché d'élever ce gisement au niveau d'un horizon-repère ; nous y avons créé une nouvelle espèce de *Vasseuromys* car c'était là le seul jalon sur ce genre en dehors du gisement de Laugnac et qu'il fallait marquer ce stade archaïque de la lignée. L'application d'une telle méthode conduit à un nouvel examen, non seulement de la notion de « types », mais aussi

Source : MNHN, Paris

des spécimens-holotypes déjà existants. Pour H. Tintant, l'holotype n'a que la fonction de « porte-étiquette », il ne possède « aucune valeur représentative quant à la population dont il est issu ». Nous souscrivons pleinement à ces constatations. Nous avons montré, lors de l'étude du genre *Rhodanomys*, que la présence d'un holotype constitué par un individu isolé, provenant d'un niveau inconnu, empêche toute coupure taxonomique valable entre des populations pourtant bien représentées. Nous pensons que, dans un cas semblable, une commission de spécialistes devrait délibérer afin d'éliminer l'holotype original pour lui substituer un hypodigme constitué par l'une des populations envisagées, récoltée dans un niveau et un gisement bien définis. Cette commission devrait également entériner la proposition d'un nouveau nom spécifique.

Dans le cas où se présente l'étude d'une population située entre deux gisements repères (par exemple la station de Bouziques entre Laugnac et Estrepouy), la détermination se fait en fonction de l'espèce qui précède ou qui suit cette population. Il nous semble tout à fait inutile de recourir à la notion de sous-espèce autre que géographique, si ce n'est dans quelques cas très particuliers.

Mais ceci nous amène à poser le problème des restes fragmentaires. Les principes que nous avons exposés ci-dessus ne peuvent s'appliquer qu'en présence de populations suffisamment nombreuses telles qu'on peut en rencontrer chez les Rongeurs, les Artiodactyles ou les Périssodactyles. Certains groupes en revanche, ne sont représentés que par quelques débris de mâchoires, voire par des dents isolées. C'est le cas en particulier des Carnivores dont, en outre, l'extrême exubérance évolutive multiplie le nombre de lignées

2 — Classification et Paléontologie.

Il existe différentes manières d'envisager le classement des espèces animales. On peut se contenter d'un inventaire où les formes sont simplement juxtaposées sans lien apparent entre elles, ou bien regroupées en fonction de critères divers exprimant quelques-unes de leurs relations. Pour nous la classification des êtres vivants n'est pas seulement un moyen d'étiqueter des spécimens mais surtout une manière abrégée de rendre perceptibles leurs relations organiques et même de récapituler leur histoire paléontologique.

D'un point de vue épistémologique, on peut distinguer deux méthodes taxonomiques, qui correspondent à deux stades de l'évolution des idées. Chacune d'elle repose sur une certaine conception des phénomènes vitaux. La plus ancienne peut être qualifiée de méthode des ressemblances, la plus récente, de méthode phylogénétique.

1) *La méthode des ressemblances.*

Aux yeux des auteurs anciens, les différentes espèces étaient définies par une liste de caractères et de propriétés, et leur regroupement se faisait en fonction de critères pragmatiques. Les plantes pouvaient, par exemple, être rassemblées à partir de leur propriétés médicinales, les animaux en fonction de leur biotope. Ainsi, il était normal de rencontrer dans un même ensemble, les requins, les Actinoptérygiens. ... et les Dauphins

L'assainissement de la systématique dû à Linné apporta les éléments nécessaires à une conception plus morphologique de la systématique des êtres vivants. Le grand naturaliste suédois, considérant que l'espèce est une entité immuable, créée une fois pour toutes, chercha à retrouver l'ordre divin de la nature et à le représenter par sa classification. Le système linnéen, fondé à partir d'une somme réduite de caractères d'importance variable, fut critiqué par les naturalistes de la fin du siècle des lumières et du XIX^e^ siècle et remplacé peu à peu par une classification dite naturelle.

Dans son cours de Botanique, A. de Jussieu (1868) a clairement exposé les principes qui ont guidé ce type d'investigation, à propos de la méthode employée par son père A. L. de Jussieu. Il est possible de généraliser ces préceptes qui concernent le monde végétal, à l'ensemble des êtres vivants.

En premier lieu, il faut admettre, « comme Adamson, que l'examen de toutes les parties d'une plante est nécessaire pour la classer ». Il suffit ensuite de chercher quels sont les traits les plus généraux, les plus importants et de leur conférer une place de choix pour régir la disposition des taxons dans la

Source : MNHN, Paris

systématique. Cette subordination des caractères est le point essentiel de cette « méthode naturelle ». Son importance résulte du fait que « la présence d'un caractère supérieur va entraîner à sa suite un certain nombre de caractères d'un ordre différent, et en exclut, au contraire, un certain nombre d'autres ; de sorte que, l'énonciation pure et simple du premier, suffit à faire préjuger de la coexistence ou de l'absence de ces autres, et qu'une partie de l'organisation d'une plante est annoncée d'avance par un seul point qu'on a su constater ».

Un exemple choisi parmi les mammifères nous servira à éclairer cette théorie. Les carnivores Fissipèdes se reconnaissent à la présence de certaines dents (P^4-M1) différenciées en carnassières. Ce caractère suffit à les séparer des autres mammifères et des formes chez lesquelles les carnassiéres n'occupent pas la même place sur la mâchoire. La structure de l'arrière-crâne permet ensuite de les subdiviser en deux super-familles *Feloidea* et *Canoidea* dans lesquelles d'autres critères (formule dentaire, morphologie des dents...) entraînent une séparation en familles et sous-familles, etc...

L'apparition de cette méthode naturelle de classification constitue un pas important dans l'avancement des Sciences Naturelles. C'est à elle que l'on doit la systématique classique en vigueur à la fin du XIX^e siècle et pendant la première moitié du XX^e

Pourtant, sitôt après son éclosion, les conceptions transformistes de Ch. Darwin constituaient une première mise en cause. Les phénomènes de parallélisme que nous avons déjà évoqués et qui conduisent à la réalisation de structures identiques dans des lignées différentes échappent à cette classification. Elle met en évidence des grades évolutifs et non pas de véritables liens de parenté. Elle peut exagérer l'importance de caractères communs à plusieurs formes, qui ne sont souvent qu'un héritage du passé, ne présentant aucune signification phylétique, n'indiquant pas la moindre véritable parenté.

2) *Classification phylétique.*

Cette classification est entrée dans le monde scientifique avec la publication de l' « Origine des espèces ». L'ouvrage de Darwin, en jetant les premières bases solides du transformisme montrait que les espèces vivantes n'étaient pas des entités figées de façon définitive mais faisaient partie d'un continuum biologique sans cesse en mouvement. L'idée s'installe alors lentement de considérer non plus les ressemblances entre les êtres vivants mais leurs liens véritables de parenté. Pendant la première moitié du XX^e siècle cette notion se répandit peu à peu, grâce surtout aux progrès de la Paléontologie, jusqu'à faire admettre la méthode phylogénétique par la quasi totalité des chercheurs. L'objet principal de la systématique reste à nos yeux de rendre compte des phénomènes vitaux, ceux concernant les êtres vivants actuels comme ceux qui ont trait aux formes disparues. Avant d'étiqueter un échantillon il faut le replacer dans son contexte évolutif et comprendre l'agencement des lignées qui nous conduisent jusqu'à lui. La deuxième phase de l'étude, celle qui consiste à séparer en unités taxonomiques l'ensemble des vivants, demande bien évidemment un acte arbitraire du chercheur. La natnre se présente à nous comme un tout indivisible dans lequel l'analyse nous permet de tracer certaines limites. Comme l'écrivait Teilhard de Chardin (1915) : « Toute loi de classification est ainsi sujette à tomber au milieu d'un groupe naturel ; l'essentiel est qu'alors elle le découpe selon ses variations vraiment significatives ».

Ainsi à un certain niveau de la classification, la nomenclature exprime une opinion sur la phylogénie des groupes considérés.

Nous avons, au cours du présent travail, discuté de la position systématique d'un groupe de Carnivores Fissipèdes, les Haplocyonins. Ranger, comme nous l'avons fait les Haplocyonins dans la famille des Amphicyonidés implique que nous admettons qu'*Amphicyon* et *Haplocyon* se dégagent, par un tronc commun, des formes Cynodictoïdes. Ce rameau est distinct de celui qui prend sa source dans le même stock ancestral et conduit vers les Canidés. Nous avons été guidé par les mêmes principes en distinguant (de Bonis 1969) une famille des Amphicyonidés et une famille des Amphicynodontidés.

L'utilisation des ordinateurs et la possibilité qu'ils donnent de multiplier des analyses multidimensionnelles, ont conduit certains à envisager le problème sous un angle différent. Sokal et Sneath (1962) écrivent en effet : « Nous ne devons pas utiliser la phylogénie pour la classification, puisque dans la grande majorité des cas les phylogénies sont inconnues ». Cette affirmation nous paraît quelque

Source : MNHN, Paris

peu pessimiste, en ce qui concerne les connaissances que nous avons de l'histoire des êtres disparus, et en outre on pourrait rétorquer que les insuffisances matérielles dues aux lacunes des documents ne permettent pas d'inférer la non-validité de la méthode. Sokal et Sneath présentent une discipline nouvelle, la taxonomie numérique. Il s'agit pour eux d'une science empirique. Avec cette méthode, « les relations taxinomiques entre les taxons doivent être estimées seulement sur la base des ressemblances existant maintenant sur le matériel dont nous disposons ». La méthode s'exerce sur les relations statiques ou « phénétiques » qui existent entre les échantillons ; chacun des caractères considérés à la même valeur que les autres. Ces auteurs se réfèrent d'ailleurs, lorsqu'il tracent l'historique de la taxonomie numérique, à Adamson dont s'éloignait justement A. L. de Jussieu lorsqu'il préconisait l'application du principe de la subordination des caractères. La taxonomie numérique semble donc un avatar, rénové par l'utilisation des mathématiques modernes et surtout des ordinateurs, de la méthode des ressemblances telles qu'elle existait avant Jussieu. On peut lui adresser les mêmes objections que nous avons déjà élevées contre cette méthode. Sur le plan théorique, on peut se demander quel serait l'écart relatif existant entre deux animaux différant par une structure unique acquise par l'un d'eux depuis une date récente et celui qui séparerait deux autres formes différant entre elles par une structure implantée depuis quelques millions d'années. D'un point de vue mathématique, on se demande comment on pourrait établir une distinction entre les deux cas que nous venons d'envisager. Il serait intéressant de savoir si, sans pondérer de façon particulière les caractères de la région temporale, un Théropsidé ancien ne serait pas plus proche d'un Sauropsidé que d'un Mammifère. Les phénomènes de convergence viennent également perturber une tentative d'analyse uniquement mathématique des êtres vivants et amènent à rapprocher indument des animaux n'ayant qu'une parenté lointaine. Sokal et Sneath admettent d'ailleurs : « At lower levels, at the genus and below there is a possibility of some degree of overall convergence ». Or, c'est justement à des niveaux assez bas que se posent les problèmes de classification les plus épineux. Les petits Fissipèdes des Phosphorites du Quercy et de l'Aquitanien en sont un bon exemple. Mais nous pensons en outre qu'à des grades taxonomiques élevés, une simple comparaison des deux groupes de caractères peut dissimuler complètement certaines différences fondamentales, et nous sommes persuadé que *Notoryctes*, la taupe marsupiale, ne serait pas éloigné des Taupes dorées du Cap, dans un tel système de classification. En revanche, l'application de méthodes mathématiques et des analyses multidimensionnelles seraient d'un grand intérêt pour définir les niveaux morphologiques qui se succèdent le long d'une lignée définie.

Il faut reconnaître cependant que la Taxonomie phylétique n'est pas toujours facile à appliquer dans la pratique. Nos connaissances, concernant certaines formes ne sont pas encore suffisantes pour établir des lignées évolutives avec une certitude suffisante. Ce sont nos hypothèses de travail qui sont traduites par la classification. Le chercheur en présence de documents fragmentaires sera d'abord guidé par les ressemblances du fossile qu'il vient de mettre au jour. A un stade plus avancé de la connaissance, il pourra l'intégrer à un système cohérent. Des trouvailles ultérieures lui permettront de confirmer ou d'infirmer ses suppositions primitives.

ESSAI DE PALÉOGÉOGRAPHIE

Les tentatives, visant à reconstituer le milieu dans lequel vivaient les faunes disparues, utilisent les documents fragmentaires légués par le passé et les données apportées par l'étude de la nature actuelle.

Les premiers éléments susceptibles de nous renseigner sont tirés de l'examen des faciès géologiques dans lesquels se sont formés les gisements de Mammifères fossiles. Les formations continentales de l'Agenais sont caractérisées par l'opposition qui existe entre les séries molassiques et les grands bancs de calcaire. Les molasses, avec leur alternance de sables, argiles et graviers, s'expliquent aisément par la présence de grands cours d'eaux divaguant dans le centre du bassin d'Aquitaine. La formation des bancs de calcaire a reçu, en revanche, des explications contradictoires. L'idée la plus ancienne conce-

Source : MNHN, Paris

vait la sédimentation du calcaire dans d'immenses lacs s'étendant depuis les contreforts du Massif Central et du Quercy jusqu'aux abords de l'océan Atlantique. Une autre explication a été avancée à une date plus récente (Bellair, Pomerol et Prost 1962) et diffère de façon radicale de la précédente. Les auteurs se sont particulièrement intéressés aux formations du Bassin de Paris ; ils arrivent à la conclusion que les épaisses séries calcaires, renfermant parfois des myriades de Mollusques continentaux, se sont déposées sur une « hamada » alors que régnait un climat semi-aride. La même explication peut être avancée en ce qui concerne les masses calcaires de l'Agenais et nous paraît plus satisfaisante que l'hypothèse ancienne d'un lac immense occupant l'étendue de la plaine agenaise. L'existence des « hamadas » pendant l'Aquitanien peut être mise en relation avec le retrait général de la mer qui accompagne la fin du Stampien ; on peut remarquer qu'à cette époque des dépôts calcaires importants se forment en Aquitaine, en Provence, dans le Bassin de Paris ; ils pourraient témoigner de l'établissement d'un même régime climatique semi-aride avec une saison des pluies bien marquée déterminant la formation de nappes d'eau dont l'évaporation rapide entraîne des dépôts de croûtes calcaires. Il ne faut pas toutefois exagérer la sécheresse d'un climat qui permet le maintien de la sédimentation molassique dans les régions méridionales du bassin d'Aquitaine.

Le gisement de Moissac 1 se trouve au sein des séries molassiques de la partie moyenne de l'Aquitanien. La faune que l'on y rencontre, faite de fragments d'os roulés et de dents dispersées, indique bien la nature fluviatile du dépôt ; ceci est confirmé par la liste des fossiles qui comprend des Castoridés, des Crocodiles, des Tortues palustres du genre *Trionyx* et des Poissons.

Les gisements de Paulhiac et Laugnac ont certainement une origine très différentes. Leurs sédiments constituent des accidents locaux au milieu des formations calcaires. Les restes osseux ne présentent pas de traces de transport et indiquent que les squelettes des animaux ont été enfouis sur le lieu même de leur mort ou à proximité immédiate.

Le gîte de Laugnac occupe sans doute l'emplacement d'un petit lac qui s'étendait entre la ferme Marcel et le gîte secondaire de Nicot, à 2 km 500 au Nord du point fossilifère principal. La finesse du sédiment indique la tranquillité du dépôt et la présence dans la faune de certaines espèces parle en faveur d'un régime lacustre. Les Castoridés du genre *Steneofiber* sont bien représentés et, parmi les nombreux Amphibiens, C. Grazzini et R. Hoffstetter (inédit) ont signalé la présence de Discoglosses géants qui paraissent avoir été étroitement inféodés au milieu aquatique. Chez les Reptiles nous trouvons, à côté des tortues, des restes d'Anguiidés et des Vipères.

Les sédiments de Paulhiac sont bien différents. Les couches inférieures du gisement, succession de sables grossiers, argiles et poudingues, n'ont pu être déposées que par un cours d'eau assez violent, un petit torrent qui arrachait des galets calcaires aux falaises de Crétacé qui se dressent à quelques kilomètres de là. La sédimentation devient ensuite plus calme. Les marnes noirâtres ligniteuses et les calcaires marneux semblent indiquer un milieu plus sec. Le ruisseau s'est lentement desséché, à moins que son lit ne se soit déplacé. Le milieu demeure cependant humide et permet à une riche végétation de former les marnes ligniteuses. La composition de la faune, quelque soit le niveau envisagé exclut, la présence d'une nappe d'eau importante.

L'absence de Castoridés dans l'ossuaire de Paulhiac ne saurait être due au hasard ; ces animaux, si l'on en juge sur la biologie des formes encore vivantes, exigent des cours d'eau assez larges, des lacs ou des ruisseaux qu'ils peuvent obstruer par des barrages artificiels. Ils ne vivent pas dans des marécages à demi desséchés, ni sur les bords des torrents. En outre, les grands Amphibiens aquatiques ne se rencontrent pas à Paulhiac, les tortues comprennent une espèce terrestre du genre *Testudo* et une forme qui pourrait être une tortue paludine ; nous n'avons jamais trouvé de restes de tortue franchement aquatique du genre *Trionyx*. La présence des crocodiles n'implique pas l'existence d'une grande nappe d'eau ; la longue persistance des crocodiliens dans les flaques résiduelles du Sahara le démontre suffisamment.

A Paulhiac comme à Laugnac, la disparition du micro-climat humide amène le retour de la sédimentation calcaire qui scelle d'une gangue rigide les fossiles des deux gisements, les préservant ainsi des effets de l'érosion.

Les deux gisements du calcaire blanc et du calcaire gris ont constitué, au cours de l'Aquitanien des oasis au milieu de la savane agenaise, alors que la plaine inondée pendant la saison des pluies deve-

Source : MNHN, Paris

nait une surface aride pendant la saison sèche. Le petit lac de Laugnac et le ruisseau de Paulhiac constituaient des zones d'humidité permanente et étaient le centre d'une intense activité biologique.

Les Rhinocéros à membres trapus, les Tapirs et les Suidés, habitants probable des zones humides, trouvaient leur nourriture dans la végétation qui croissait au bord de l'eau. Les Diceratherinés et les Acérathères aux membres allongés, hôtes habitules des savanes, venaient se désaltérer aux côtés du troupeau des ruminants et des multitudes de Cainothères. Dans les sous-bois environnants vivait tout un monde de petits mammifères, insectivores et surtout rongeurs ; les formes terrestres, comme les Cricétidés, voisinaient avec les formes arboricoles. Les carnassiers, attirés par le foisonnement de cette vie animale, trouvaient là un terrain de chasse particulièrement favorable.

Les cadavres abandonnés au bord des eaux, enfouis pendant les crues, ou noyés au fond des marécages nous ont laissé le témoignage de cette activité animale. Les restes exhumés des couches fossilifères restituent aux yeux du chercheur l'image de ces formes du passé, faisant revivre une des étapes du mouvement continuel de la vie.

Source : MNHN, Paris

PRINCIPAUX OUVRAGES UTILISÉS

ABEL (O.). — Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotiden Europas. *Abh. Geol. Reich.*, 1910, vol. **20**, 3, 52 p., 2 pl.

ABBÉ-LACOMME (J.). — Étude de l'*Aceratherium* de Bézac (Arriège). *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1935, vol. **67**, p. 76-105, 5 fig.

ALVINERIE (J.) et LATOUCHE (C.). — Présence de sépiolite dans certains dépôts lacustres du Miocène inférieur du bassin d'Aquitaine. *C. R. Soc. Géol. France*, 1965, fasc. 8, p. 267-268.

ALVINERIE (J.). — Note préliminaire sur la sédimentologie du stratotype de l'Aquitanien. *C. R. Soc. Géol. France*, 1966, fasc. 7, p. 262-263.

ALVINERIE (J.). — L'érosion au Miocène inférieur du « calcaire gris de l'Agenais » et son intérêt paléogéographique. *C. R. Soc. Géol. France*, 1968, fasc. 5, p. 163-164.

ASTRE (G.). — Le plus ancien Cératorhiné connu en Europe. *Bull. Soc. Géol. France*, 1925, 4, vol. **25**, p. 383-389, **1** fig.

ASTRE (G.). — Sur quelques Mammifères oligocènes de la vallée de l'Arriège. *Bull Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1933, vol. **65**, p. 120-126.

ASTRE (G.). — Un *Aceratherium* à émail peu plissé de Ginestous. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1933, p. 293-298, **1** fig.

AYMARD (A.). — Des terrains fossilifères du bassin supérieur de la Loire. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1854, vol. **38**, p. 673-677.

BALLESIO (R.), BATTETA (J.), DAVIN (L.) et MEIN (P.). — Mise au point sur *Aceratherium platyodon* Mermier 1895. *Doc. Lab. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 1965, nº 9, p. 51-79, 8 pl.

BAUDELOT (S.) et BONIS (L. de). — Nouveaux Gliridés (*Rodentia*) de l'Aquitanien du bassin d'Aquitaine. *C. R. Soc. Géol. France*, 1966, fasc. 9, p. 341-343, 3 fig.

BAUDELOT (S.) et BONIS (L. de). — Contribution à l'étude des Rongeurs de l'Aquitanien moyen et supérieur de l'Agenais. *Bull. Soc. Nat. Toulouse*, 1968, vol. **104**, fasc. 1-2, p. 160-164, **1** fig.

BEAUMONT (G. de). — Recherches sur *Felix attica* Wagner du Pontien eurasiatique avec quelques observations sur les genres *Pseudailurus* Gervais et *Proailurus* Filhol. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 1961, fasc. 4, p. 17-42, pl. 1-3.

BEAUMONT (G. de). — Nouveaux restes de *Daphaenidae* Heugh (*Carnivora*) de l'Oligocène européen. *Ecl. Géol. Helv.*, 1961, vol. **54**, nº 2, p. 546-554, 2 pl.

BEAUMONT (G. de). — Essai sur la position taxonomique des genres *Alopecocyon* Viret et *Simocyon* Wagner. *Ecl. Géol. Helv.*, 1964, vol. **57**, nº 2, p. 829-836, 1 pl.

BEAUMONT (G. de). — Remarques sur la classification des Félidés *Ecl. Géol. Helv.*, 19, vol. **57**, nº 2, p. 837-845.

BEAUMONT (G. de). — Contribution à l'étude du genre *Cephalogale* Jourdan (*Carnivora*). *Mém. Suisses Paléont.*, 1965, vol. **82**, 34 p., 28 fig.

BEAUMONT (G. de). — Observations sur les *Herpestinae* (*Viverridae*, *Carnivora*) de l'Oligocène supérieur avec quelques remarques sur des *Hyaenidae* du Néogène. *Arch. Sc. Genève*, 1967, vol. **20**, fasc. 1, p. 79-108, 3 pl.

BEAUMONT (G. de). — Note sur l'ostéologie crânienne de *Plesiogale* Pomel (*Mustélidae*, *Carnivora*). *Arch. Sc. Genève*, vol. **21**, fasc. 1, p. 27-34, 1968.

BELLAIR (P.), POMEROL (Ch.) et PROST (A.). — Les hamadas tertiaires du bassin de Paris, *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1962, vol. **255**.

BLACK (C.). — A new Sicistine rodent of Miocène of Wyoming. Breviora, 1958, vol. **86**, 7 p., **1** fig.

BLACK (C.). — A review of the North American tertiary *Sciuridae*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univers.*, 1964, vol. **130**, nº 3, p. 110.

BLACK (C.). — New species of Heteroxerus in the French tertiary. *Verh. Naturf. Ges. Bâle*, 1965, vol. **76**, nº 1, p. 185-196.

BLACK (C.). — Tertiary *Sciuridae* (*Mammalia*, *Rodentia*) from Bavaria. Mitt. Bayer. Staatssamml. *Paläont. Hist. Geol.*, 1966, vol. **6**, p. 51-63, pl. 4-6.

Source : MNHN, Paris

Blayac (J.). — Situation stratigraphique du gisement de Vertébrés aquitaniens de Laugnac près d'Agen. *C. R. Soc. Géol. France*, 1917, 4, vol. **17**, p. 210-212.

Blayac (J.). — Le gisement de Vertébrés de Gans (Gironde). *Ac. Soc. Lin. Bordeaux*, 1922, vol. **74**, p. 251-256.

Blayac (J.). — Aperçu sur la répartition des faciès et du synchronisme des terrains tertiaires du bassin d'Aquitaine au Nord de la Garonne et jusqu'à Castres. *Livre Jubilaire Soc. Géol. France*, 1930, p. 151-170.

Bohlin (B.). — The fossils mammals from the tertiary deposits of Taben-Buluk, Western Kansu. Part ff, Sino-Swedish expedition, 1946, pub. 28, VI, 4, 259, p., 90 fig., 9 pl.

Bonis (L. de). — Sur l'évolution du genre *Haplocyon* Schlosser (*Carnivora*). *Bull. Soc. Géol. France*, 1966, 7, vol. **8**, p. 114-117, pl. 3.

Bonis (L. de). — Arrière-crânes et moulages endocrâniens de Carnivores fossiles. *Ann. Paléont.*, 1966, vol. **52**, p. 143-162, 12 fig.

Bonis (L. de). — Remarques sur la position stratigraphique du calcaire blanc de l'Agenais et du gisement de Mammifères fossiles de Paulhiac. *C. R. Soc. Géol. France*, 1968, fasc. 9, p. 316-317.

Bonis (L. de). — Remarques sur la position systématique des « *Amphicyon* » *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1969, vol. **269**, p. 1748-1750.

Bonis (L. de). — Contribution à l'étude des Rhinocérotidés aquitaniens d'Europe occidentale. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1970, t. 270, p. 764-766.

Bonis (L. de). — Précisions sur l'âge relatif d'un gisement de Mammifères fossiles. Colloque sur les méthodes et les tendances de la stratigraphie. *Comité français de Stratigraphie*, 1970, (à paraître).

Borissiak (A.). — Sur l'Ostéologie de l'Epiaceratherium turgaicum. *Mem. Soc. Pal. Russie*, 1918, vol. **1**, 82 p. 3 pl.

Breuning (S.). — Beiträge zur Stammesgeschichte der *Rhinocerotidae*. *Verh. Zool. Bot. Ges., Wien*, 1924, vol. **73**, p. 5-46.

Bruijn (H. de). — Some new Miocene Gliridae (Rod., Mamm.) from the Calatayud area (Prov. Zaragoza, Spain). *Koninkl. Nederl. Akad. Wetens. Amsterdam*, 1966, ser. B, 69, n° **1**.

Bruijn (H. de). — « On the Mammalian fauna of the Hipparion-beds in the Calatayud Teruel basin (Prov. Zaragoza, Spain) : part If, the *Gliridae* (Rodentia). *Koninkl. Nederl. Akad. Wetens. Amsterdam*, 1966, ser. B, 69, n° 3, 21 p., 2 pl.

Bruijn (H. de). Van Meurs (A.) — A biometrical study of the third premolar of *Lagopsis* and *Prolagus* (*Ochotonidae, Lagomorpha, Mamm.*) from the Néogène of the Calatayud-Teruel basin (Aragon, Spain). *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 1967, ser. B, n° 2, p. 113-143.

Cappetta (H.), Ringeade (M.) et Thalen (L.). — Sur la signification stratigraphique des Rongeurs nouvellement récoltés dans « l' Aquitanien » lacustre et laguno-marin du Bas-Languedoc. *C. R. Soc. Géol. France*, 1966, fasc. 5, p. 187-188.

Castel (M.). — Charophytes de l'Oligocène supérieur de Marseille. *Bull. Soc. Géol. France*, 1967, 7e sér., t. fX, p. 514-519.

Castel (M.). — Zones de Charophytes pour l'Oligocène d'Europe occidentale. *C. R. Soc. Géol. France*, 1968, fasc. 4, p. 121-122.

Cavagnetto (C.). — Analyse palynologique de quelques échantillons de marne à Lignite (Oligoc. sup.) du bassin de Bagasco (Italie, Province de Cuneo). *Bull. Soc. Geol. Fr.*, 1964, t. **6**, n° 4, p. 573-75.

Cavaille (A.). — Carte géologique de la France au 1/50 000e. *Feuille d'Agen*, XVIIf. 40, 1962.

Cuvier (G.). — Recherches sur les ossements fossiles. 2e édit., Paris, 1824.

Dehm (R.). — Über Tertiär Spaltenfüllungen im Frankischen und Schwäbischen Jura. *Abhands. bayer. Akad. Wiss. math. naturwiss.*, Abt., 1935, n. f., t. **29**, p. 1-86, fig. 1-10, pl. 1-4.

Dehm (R.). — Mittelmiocän (Burdigalien) von Wintershof-West bei Eichstätt. *Zentralblatt. f. Min. Geol. Paläont.*, 1939, n° 4, p. 116-118.

Dehm (R.). — Die Nagetiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintersbof-West bei Eichstätt in Bayern. *Sond. N. J. Min Abh.*, kd 91, Abt B., 1950, p. 321-428.

Dehm (R.). — Die Raubtiere aus dem mittel Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abh. Bay. Akad. Wiss.*, 1950, n. f., vol. **58**, 141 p., 240 fig.

Denizot (G.). — Les horizons continentaux du Stampien et de l'Aquitanien. *Bull. Soc. Géol. Fr.*, 1929, (4), t. **29**, p. 205-216.

Denizot (G.). — Lexique stratigraphique international, vol. I, Europe, fasc. 4AVfI, tertiaire, 1957.

Deperet (C.). et Douxami (H.) — Les Vertébrés oligocènes de Pyrimont-Challonges (Savoie). *Mem. Soc. Pal. Suisse*, 1902, vol. **29**, 90 p., 6 pl.

Deperet (C.). — Les transformations du monde animal. Flammarion, Paris, 1919, 358 p.

Source : MNHN, Paris

DIETRICH (W. O.). — Neue Nashornreste aus Schwaben (*Diaceratherium tomerdingensis* n. g. n. sp.). *Zeits. für Saügetierkunde*, 1931, vol. **6**, p. 203-220, pl. XXII-XXIII, 15 fig.

DOBZHANSKY (T.) et BOESIGER (E.). — Essais sur l'évolution. *Les grands problèmes de la biologie*, n° 9, Masson, Paris, 1968, 182 p.

DOLLFUSS (G.). — Essai sur l'étage Aquitanien. *Bull. Serv. Carte Géol. France*, 1909, t. **19**, bull. 124, p. 379-495.

DOLLFUSS (G.). — Recherches nouvelles sur l'Aquitanien en Aquitaine. *Bull. Soc. Géol. France*, 1912, (4), t. **12**, p. 472-500.

DOLLFUSS (G.). — Réponse aux observations de M. Blayac sur les limites de l'Oligocène du Sud-Ouest de la France. *Bull. Soc. Géol. France*, 1918, (4), t. **18**, p. 72.

DUTERTRE (A. P.). — Compte rendu de la réunion extraordinaire de la Soc. Géol. de France dans le Bordelais. *Ac. Soc. Lin. Bordeaux*, 1920, t. **72**, p. 183-236.

DUVERNOY (M.). — Nouvelles études sur les Rhinocéros fossiles. *Arch. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1852, t. **7**, 144 p., VIII pl.

ENJALBERT (H.). — Le modelé et les sols des Pays aquitains. Thèse — Paris.

FAHLBUSCH (V.). — Die Cricetiden (Mamm.) der Oberen Süsswasser — Molasse Bayerns, 1964, Bayer. *Ak. Wissensch. Math. Nat. Abh.* n. f., vol. **118**, 135 p., 7 pl.

FAHLBUSCH (V.). — Neue Eomyidae (Rodentia, Mamm.) aus einer aquitanien Spaltenfüllung von Weissenburg in Bayern. *Mitt. Bayer. Staatssammel. Paläont. hist. Geol.*, 1968, 8, p. 219-245.

FILHOL (H.). — Recherches sur les Phosphorites du Quercy. Masson, Paris, 1877.

FILHOL (H.). — Étude des Mammifères fossiles de Saint-Gérand le Puy. *Biblioth. Ec. Hautes Études*, 1879, t. **19**.

FILHOL (H.). — Mémoire sur quelques Mammifères fossiles des Phosphates du Quercy. Vialelle, Toulouse, 1882.

FILHOL (H.). — Notes sur quelques mammifères fossiles de l'époque miocène. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 1883, t. **3**, p. 1-42.

FILHOL (H.). — Description de quelques Mammifères fossiles des Phosphorites du Quercy. Vialelle, Toulouse, 1884.

FLANDRIN (J.), MEIN (P.)et TRUC (G.). — Données paléontologiques et stratigraphiques nouvelles sur le Miocène continental du bassin d'Eoulx, au sud de Castellane (Basses-Alpes). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1968, t. **267**, p. 1351-1354.

FREUDENTHAL (M.). — Entwicklungsstufen der miozänen *Cricetodontinae* (Mamm., Rod.) Mittelspaniens und ihre stratigraphische Bedeutung. Beaufortia, Amsterdam, 1963, 10, 119, p. 51-157.

FREUDENTHAL (M.). — Betrachtungen über die Gattung Cricetodon *Koninkl. Nederl. Akad. Wetensch. Amsterdam*, 1965, ser. B, **68**, n° 5.

FRICK (C.). — The *Hemicyoninae* and an american tertiary bear. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1926, vol. **56**, art. 1, p. 1-119, 63 fig.

GALBREATH (E.). — A contribution to the tertiary geology and paleontology of northeasthern Colorado. *Univ. Kansus Paleont. Const.*, 1953, art. 4, p. 1-120, pl. 1-2, 26 fig.

GERVAIS (P.). — Zoologie et Paléontologie françaises. 1re édition, Arthus Bertrand, Paris, 1848-52.

GERVAIS (P.). — Zoologie et Paléontologie françaises. 2e édition, Arthus Bertrand, Paris, 1859.

GERVAIS (P.). — Zoologie et Paléontologie générales. 1re série, Arthus Bertrand, Paris, 1867-69, 263 p., 50 pl.

GERVAIS (P.). — Zoologie et Paléontologie générales. 2e série, Arthus Bertrand, Paris, 1876, 73 p., 14 pl.

GINSBURG (L.). — De la subdivision du genre *Hemicyon* Lartet (Carnassier du Miocène) *Bull. Soc. Géol. France*, 1955, 6e sér., t. V, p. 85-99.

GINSBURG (L.). — Les Mammifères fossiles des faluns de l'Anjou. *C. R. Ac. Sc. Paris*, 1959, t. **248**, p. 2891-2893.

GINSBURG (L.). — La faune des Carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1961, n. s., sér. C, t. **9**, 187 p., 20 pl.

GINSBURG (L.). — Histoire paléontologique du bassin de la Loire au Miocène. *Bull. Ass. Nat. Orléanais*, 1963, n. s., n° XXI, p. 3-13.

GINSBURG (L.). — L' « *Amphicyon* » *ambiguus* des Phosphorites du Quercy. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1965, 2e sér., t. **37**, n° 4, p. 724-729, 3 fig.

GINSBURG (L.). — Les *Amphicyons* des Phosphorites du Quercy. *Ann. Pal., vert.*, 1966, t. **52**, p. 23-64, 21 fig., 1 pl.

GINSBURG (L.). et TELLES-ANTUNES (M.) — *Amphicyon giganteus*, carnassier géant du Miocène. *Ann. Paléont., vert.*, 1968, t. **54**, fasc. 1, p. 1-32, 31 fig., pl. 1.

Source : MNHN, Paris

GRAMBAST (L.). — Flore de l'Oligocène supérieur du bassin de Paris. *Ann. Paléont.*, 1962, t. **48**, p. 85-162.

HARTENBERGER (J. L.). — Les rongeurs du Vallésien (Miocène supérieur) de Can Llobatères (Sabadell, Espagne) : *Gliridae* et *Eomyidae*. *Bull. Soc. Géol. France*, 1966, 7e sér., t. **8**, p. 596-604.

HATCHER JOHN (B.). — *Diceratherium proavitum*. *Amer. Geol.*, 1897, vol. **20**, nº 5, p. 313-316, pl. XIX.

HATCHER JOHN (B.). — Some new and little known fossil vertebrates. *Ann. Carn. Mus.*, 1901, vol. **1**, p. 128-144, pl. **1** à **4**.

HATCHER (J.). — Oligocène *Canidae*. *Mém. Carneg. Mus.*, 1902, vol. **1**, nº 2, p. 67-106, pl. 14 à 18.

HEISSIG (K.). — Die *Rhinocerotidae* (Mammalia) aus der oberoligozänen Spaltenfüllung von Gaimersheim bei Ingolstadt in Bayern und ihre phylogenetische Stellung. Bayer. *Akad. Wiss.* 1969, n. f., vol. **138**.

HELBING (H.). — Zur Kentniss einiger Carnivoren aus dem Phryganidenkalk des Allierbeckes. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel*, 1917, vol. **28**, p. 439-461, **12** fig.

HELBING (H.). — Carnivoren der oberen Stampien. *Mem. Soc. Paleont. Suisse*, 1928, vol. **47**, 4, 82 p., 61 fig., 4 pl.

HRUBESCH (K.). — Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte. *Ver. Bayer. Akad. Wiss.*, 1957, n. f., vol. **83**, 100 p., 125 fig., 5 pl.

HUGUENEY (M.). — Les Gliridés (Mammalia, Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). *C. R. Soc. Géol. France*, 1967, fasc. 3, p. 91-92, **1** fig.

HUGUENEY (M.). — Les Gliridés (Rodentia) de l'Oligocène supérieur de Saint-Victor la Coste (Gard). *Palaeovertebrata*, 1968, Montpellier, vol. **2**, fasc. 1, p. 1-16, 3 pl.

HUGUENEY (M.) et MEIN (P.). — Les Éomyidés (Mamm., Rodentia) néogènes de la région lyonnaise. *Geobios*, 1968, nº **1**, Lyon, p. 187-204, 30 fig.

HUGUENEY (M.). — Les Rongeurs (Mammalia) de l'Oligocène supérieur de Coderet-Branssat (Allier). Thèse. Lyon, 1969, 209 p., 115 fig., 5 pl.

HÜRZELER (J.). — *Haplocyonoides* nov. gen., ein aberranten Canide aus dem Aquitanien des Hesslers (Mainzen Becken). *Ecl. Geol. Helvet.*, 1940, vol. **33**, nº 2, p. 224-229.

HÜRZELER (J.). — Zur revision der europaïschen Hemicyoniden. *Ver. Naturf. Ges., Basel*, 1944, vol. **55**, p. 131-157.

HÜRZELER (J.). — Saugetierpalaeontologische Bemerkungen zur Abgreuzung und Unterteilung des Aquitanien. *Ec. Geol. Helvet.*, 1945, vol. **38**, nº 2, p. 656-661.

HÜRZELER (J.). et SCHAUB (S.) — Die Saügetierfauna des Aquitanen von Wischberg bei Langenthal. *Ec. Geol. Helvet.*, 1948, vol. **41**, nº 2, p. 354-366.

JOURDAN (M.). — Description de restes fossiles de grands Mammifères. *Rév. Soc. Sarsaut.*, 1862, t. **1**, p. 126-130.

JUSSIEU (A. de). — Cours élémentaire d'Histoire naturelle, Botanique. 8e édition, Garnier-Masson, Paris, 1860, 561 p.

KAUP (J. J.). — Description d'ossements fossiles de Mammifères inconnus jusqu'à présent. Troisième cahier, J. G. Heyer, Darmstadt, 1834.

KAUP (J. J.). — Über den vierten Finger des *Aceratherium incisivum*. *Neues Jahrb. Min. Geol. Pal.*, Stuttgart, 1859, vol. **27**, p. 163-167, pl. II.

KOENIGSWALD (R. von). — Die Tapirreste aus dem Aquitanien von Ulm und Mainz. *Paleontographica*, 1930, t. **73**, p. 1-29, pl. 1-4.

KRETZOI (M.). — Bemerkungen über das Raubtiersystem. *Ann. Mus. Nat. Hung.*, 1945, 38, p. 59-83.

KUSS (S.). — *Haplocyonoides ponticus*, ein neuer aberranter Canide aus dem Unterpliocän von Melchingen. *Ber. Naturf. Ges., Freiburg i. Br.*, 1960, vol. **50**, H. Z., p. 247-250, 1 fig.

KUSS (S.). — Deux nouveaux Canidés (*Carnivora*) du Stampien de Toulouse. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1962, vol. **97**, p. 330-344, 3 fig.

KUSS (S.). — Ein Beitrag zur Korrelierung des Südwestdeutschen Aquitans. *Neue Jahrb. Geol. Pal.*, 1963, nº 2, p. 11-18, 1 fig.

KUSS (S.). — Revision des europaischen *Amphicyoninae* (*Canidae, Carnivora, Mammalia*) ausschliesslich der vorober Stampischen Formen. *Sitz. Heidelberger Akad. Wiss.*, 1965, vol **1**, 168 p., 90 fig., 3 pl.

KUSS (S.). — Über *Cynelos rugosidens vireti* n. ssp. und *Hemicyon stehlini* Hürzeler 1944 (*Carnivora, Mammalia*). *Ber. Naturforch. Gesell. Freiburg i. Br.*, 1965, vol. **55**, nº 1, p. 227-241.

LANBESQUE (L.). — Sur le calcaire à *Palaeotherium* de l'Agenais et Périgord. *Bull. Soc. Géol. France*, 1888, 3, vol. **17**, p. 16-24, 3 fig.

LANBESQUE (L.). — L'Agenais et le Périgord dans les époques du Miocène inférieur et du Miocène moyen. *Bull. Soc. Géol. France*, 1888, 3, vol. **17**, p. 24-37, 8 fig.

LARTET (L.). — Nomenclature des Mammifères et des coquilles trouvés dans un terrain d'eau douce près de Simorre et de Sansan. *Bull. Soc. Géol. France*, 1836, vol. **7**, p. 217-220.

Source : MNHN, Paris

LAVOCAT (R.). — Révision de la faune des Mammifères oligocènes d'Auvergne et du Velay. *Sciences et Avenir*, Paris, 1951, 150 p., 26 pl.

LAVOCAT (R.). — Sur les affinités de quelques Carnassiers de l'Oligocène d'Europe, notamment du genre *Plesictis* Pomel et du genre *Proailurus* Filhol. *Mammalia*, 1952, vol. **16**, n° 2, p. 62-72, 3 6g.

LYDDEKER (R.). — Siwalik *Rhinocerotidae*. *Mem. Geol. Sur. India-Paleont. Indica*, 1881, ser. 10, vol. **2**, part 1, p. 1-58, pl. 1-10.

MARSH (O.). — Notice on new tertiary mammals. *Amer. Jour. Sc. Arts*, 1875, 3e ser., vol. **9**, art. 26, p. 242-245.

MATTHEW (W.). — Critical observation upon Siwalik Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1929, vol. **56**, art. 7, p. 437-560, 55 fig.

MATTHEW (W.). — A review of the Rhinoceroses with a description of *Aphelops* matériel from the Pliocène of Texas. *Bull. Depart. Geol. Sc. Univ. California Berkeley*, 1932, vol. **20**, n° 12, p. 411-480, pl. 61-79, 12

MAYET fig.(L.). — Étude des Mammifères des sables de l'Orléanais et des faluns de la Touraine. *Ann. Univ. Lyon* 1908, n. s., 1, fasc. **24**, 321 p., 100 fig., 12 pl.

MEIN (P.). — Les Mammifères de la faune sidérolithique du Vieux-Collonges. *Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 1958, fasc. 5, 122 p.

MERMIER (E.). — Sur la découverte d'une nouvelle espèce d'*Acerotherium* dans la molasse burdigalienne du Royans. *Ann. Soc. Lin. Lyon*, 1895, vol. **42**.

MERMIER (E.). — Étude complémentaire sur l'*Acerotherium platyodon*. *Ann. Soc. Lin. Lyon*, 1896, vol. **43**, p. 1-17, 2 pl.

MERRIAM (J.). — Carnivora from the tertiary formations of the John Day region. *Bull. Dep. Geol. Univ. California*, 1906, vol. **5**, n° 1, p. 1-64, pl. 1-6.

MEYER (H. von). — Note sur divers gisements de Vertébrés (sans titre). *Neue Jahr. Min. Geol. Paläont.*, 1846, vol. **14**, p. 462.

MISONNE (X.). — Mammifères oligocènes de Hoogbutsoel et de Hoeloden. I Rongeurs et Ongulés. *Bull. Inst. Royal Sc. Nat. Belgique*, 1957, vol. **33**, n° 51, 15 p.

NOULET (J. B.). — Note sur des gisements nouveaux du *Canis paleolycos* et du *Cadurcotherium cayluxi*. *Mém. Acad. Sc. Insc. B. L. Toulouse*, 1876, sér. 7, vol. **8**, p. 3-6, 1 pl.

OSBORN (H.). — Preliminary account of the fossil Mammals from the White River and Loup Fork formations contained in the Museum of comparative Zoology. Part 2, Perissodactyla. *Bull. Mus. Comp. Zool. Princeton*, 1890, vol. **20**, n° 3, p. 87-100, pl. 2-3.

OSBORN (H.). — A complete skeleton of *Teleoceras fossiger*. Notes on the growth and sexual characters of this species. *Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1898, vol. **10**, art. 4, p. 51-59, 2 pl.

OSBORN (H.). — The extinct Rhinoceroses. *Mem. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1898, vol. **1**, fasc. 3, p. 75-164, pl. 12-20.

OSBORN (H.). — Frontal horn on *Aceratherium incisivum*, relation of this type with *Elasmotherium*. *Science*, 1899, n. s., vol. **9**, n° 214, p. 161-162, 1 pl.

OSBORN (H.). — Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1900, vol. **13**, art. 19, p. 229-267.

OSBORN (H.). — New Miocene Rhinoceroses with revision of known species. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1904, vol. **20**, art. 27, p. 307-326

OSBORN (H.) et WORTMAN (J.). — Perissodactyls of the lower Miocene White River beds. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1895, vol. **7**, art. 12, p. 343-375, 12 6g., pl. 8-11.

PAWLOVA (M.). — Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés. 6 — Les *Rhinoceridae* de la Russie et le développement des *Rhinoceridae* en général. *Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 1892, n. s., vol. **8**, p. 137-221, pl. 3-5.

PETERSON (O.). — The American Diceratheres. *Mem. Carnegie Mus.*, 1920, vol. **7**, no 6, p. 399-456, pl. 57-66, 37 fig.

PILGRIM (G.). — The fossil Carnivora of India. *Paleont. Indica*, 1932, n. s., vol. **18**, 209 p., 10 pl.

PIVETEAU (J.). — Les Chats des Phosphorites du Quercy. *Ann. Paléont.*, 1931, vol. **20**, p. 107-163, pl. 10-16.

PIVETEAU (J.). — Études sur quelques Mammifères des Phosphorites du Quercy, le genre *Stenoplesictis*. *Ann. Paléont.*, 1943, vol. **30**, p. 63-72, 3 fig., 1 pl.

PIVETEAU (J.). — *Carnivora*, in *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 1961, vol. **6**, t. 1, p. 641-820.

POMEL (A.). — Description géologique des collines de la Tour de Boulade et du Puy de Teiller (Puy de Dome). *Bull. Soc. Géol. France*, 1844, 2e sér., vol. **1**, p. 579.

POMEL (A.). — Mémoire pour servir à la géologie paléontologique des terrains tertiaires du département de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. France*, 1846 a, 2e sér., vol. **3**, p. 353-373.

POMEL (A.). — Note sur des animaux fossiles découverts dans le département de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. France*, 1846b, 2e sér., vol. **4**, p. 378-385.

Source : MNHN, Paris

Pomel (A.). — Catalogue méthodique et descriptif des Vertébrés fossiles découverts dans le bassin hydrographique supérieur de la Loire et surtout de son principal affluent, l'Allier. J. B. Baillère, Paris, 1853.
Radinsky (L.). — The families of *Rhinocerotoidea*. *Journ. Mammal.*, 1966, vol. **47** (4), p. 631-639, 3 fig.
Rames (B.). — Note sur les argiles du Cantal et sur les débris fossiles qu'elles ont fourni. *Bull. Soc. Géol. France*, 1886, 3e sér., vol. **14**, p. 357-360.
Repelin (J.). — Composition des divers termes de l'Aquitanien dans le Bazadais. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1910, vol. **151**, p. 171-172.
Repelin (J.). — Les limites de l'étage aquitanien. *Bull. Soc. Géol. France*, 1911, 4, vol. **11**, p. 99-117.
Repelin (J.). — Observations au sujet d'une nouvelle classification de l'Aquitanien en Aquitaine. *Bull. Soc. Géol. France*, 1912, 4, vol. **12**, p. 501-504.
Repelin (J.). — Les Rhinocérotidés de l'Aquitanien de l'Agenais. *Ann. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 1917, vol. **18**, 45 p., **14 pl.**
Repelin (J.). — Répartition stratigraphique des faunes de Mammifères oligocènes dans le bassin d'Aquitaine. *Bull. Soc. Géol. France*, 1918, 4, vol. **18**, p. 73-75.
Repelin (J.). — Aperçu sur les faunes de Mammifères tertiaires dans le sud-ouest de la France. *Bull. Soc. Géol. France*, 1918, vol. **18**, p. 65-67.
Repelin (J.). — Remarques au sujet des dernières notes de M. Dollfuss. *Bull. Soc. Géol. France*, 1918, 4, vol. **18**, p. 28.
Rey (R.). — L'Oligocène et le Miocène inférieur de la Limagne Bourbonnaise. *Rev. Sc. Bourbonnais Centre France*, 1964, p. 56-81, 4 pl., 1 dépl. h. t.
Rey (R.). — Essais de corrélations entre bassins oligocènes d'Europe occidentale à l'aide des Gastéropodes continentaux. Thèse, Rennes, 1966.
Richard (H.). — Fossiles de l'Aquitanien moyen des Gervaises. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1934, vol. **66**, p. 248-254.
Richard (M.). — Une nouvelle espèce de Rhinocéridé aquitanien : *Diaceratherium paulhiacensis*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 1937, vol. **71**, p. 165-170, 1 pl.
Richard (M.). — Contribution à l'étude du bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mém. Soc. Géol. France*, 1958, vol. **24**, nº 52.
Ringeade (M.). — De quelques niveaux continentaux oligo-miocènes d'Aquitaine. Intérêt des faunes de Rongeurs recueillies. *Ac. Soc. Lin. Bordeaux*, 1967, B, vol. **104**, nº 6, p. 1-3.
Roger (O.). — Wirbelthierreste aus dem Dinotheriensande der bayerische-schwabischen Hochebene. *Ber. Natur. wiss. Ver. Schwaben und Neuburg i. Augsbourg*, 1898, vol. **33**, p. 15-28, pl. 1.
Roger (O.). Wirbelthierreste aus dem Obermiocän der bayerische-schwabischen Hochebene. *Ber. Naturwiss. Ver. Schwaben und Neuburg i. Augsburg*, 1902, vol. **4**, p. 10-26.
Roman (F.). — Les Rhinocéridés de l'Oligocène d'Europe. *Arch. Mus. Hist. Nat. Lyon*, 1911, vol. **11**, 88 p.
Roman (F.). — Restes de Mammifères terrestres des argiles aquitaniennes marines de Fontcaude près de Montpellier. *Bull. Soc. Géol. France*, 1919, 4, vol. **19**, p. 33-37, 2 fig.
Roman (F.). — Note sur la faune de Vertébrés de l'Aquitanien inférieur de Gans (Gironde). *Ac. Soc. Lin. Bordeaux*, 1922, vol. **74**, p. 241-249, 2 pl
Roman (F.). — Contribution à l'étude de la faune de Mammifères des Littorinenkalk (Oligocène supérieur) du bassin de Mayence : les Rhinocéros. *Trav. Lob. Géol. Fac. Sc. Lyon*, 1924, fasc. 8, mém. 6, 54 p., 5 pl.
Schaub (S.). — Die Hamsterartigen Nagetiere des Tertiärs. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, 1925, vol. **45**, 110 p., 15 fig., 5 pl.
Schaub (S.). — Die Tapirschädel von Haslen. *Mém. Soc. Paléont. Suisse*, 1928, vol. **47**, 28 p., 1 pl.
Schaub (S.). — Fossile *Sicistinae*. *Ecl. Geol. Helv.*, 1930, vol. **23**, nº 2, p. 616-637, 17 fig.
Schaub (S.). — *Elomeryx minor* Depéret, ein Bothriodontine aus dem schweizerischen aquitanier. *Ec. Geol. Helv.*, 1948, vol. **41**, p. 340-347, pl. 13.
Schaub (S.). — Simplicidentés, in J. Piveteau, *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 1958, vol. **8**, t. 2, p. 659-818.
Schlosser (M.). — Die Nager des europaischen Tertiärs. *Palaeontographica*, 1884, vol. **31**, 137 p., 8 pl.
Schlosser (M.). — Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten und Carnivoren des europäischen Tertiärs. *Beiträge z. Pälaont. Österreich-Ungarn*, 1887-88-90, vol. **6**, 224 p., 5 pl., vol. **7**, 162 p., vol. **8**, 106 p., 4 pl.
Schlosser (M.). — Ueber die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. *Paläontographica*, 1899, vol. **46**, p. 95-148, pl. 13-14.
Schlosser (M.). — Zur Kentniss der Säugetier-fauna der böhmische Braunkolhenformation *Abh. Nat. Wiss. Med. Vereins « Lotos »*, vol. **2**.

Source : MNHN, Paris

SCHLOSSER (M.). — Neue Funde fossiler Säugetiere in der Eichstätter Gegend. *Abh. Kön. Bayer. Akad. Wiss.*, 1916, vol. **28**, art. 6, 74 p., 5 pl.

SIMPSON (G.). — The principles of classification and a classification of Mammals. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1945, vol. **85**, 350 p.

SIMPSON (G.). — *Palaeogale* and allied early Mustelids. *Amer. Mus. Novit.*, 1946, nº 1320, 13 p., 1 fig.

SIMPSON (G.). — Rythmes et modalités de l'évolution (trad. P. de Saint-Seine), Albin Michel, Paris, 1950, 351 p., 36 fig.

SIMPSON (G.). — Principles of animal taxonomy. Columbia Univ. Press. N-Y § London, 1961, 227 p., 30 fig.

SOKAL (R.) et SNEATH (P.). — Principles of numerical taxonomy. W. H. Freeman and Cº, San-Francisco, London, 1963, 319 p.

STEHLIN (H.). — Notices paléomammalogiques sur quelques dépôts miocènes des bassins de la Loire et de l'Allier. *Bull. Soc. Géol. France*, 1907, 4, vol. **7**, p. 525-550.

STEHLIN (H.). — Remarques sur les faunules de Mammifères des couches éocènes et oligocènes du bassin de Paris. *Bull. Soc. Géol. France*, 1909, 4, vol. **9**, p. 488-520.

STEHLIN (H.). — Übersicht über die Säugetiere der schweizerischen Molasseformation, ihre Fundorte und ihre stratigraphische Verbreitung. *Verhandl. Natur. Ges. Bâle*, 1914, vol. **25**, p. 179-193.

STEHLIN (H.). — Miocäne Säugetierreste aus Gegend von Elm. *Verh. Naturforsch. Ges. Bâle*, vol. **28**, 1917, p. 191-205, 7 fig.

STEHLIN (H.). — Catalogue des ossements de Mammifères tertiaires de la collection Bourgeois. *Bull. Soc. Nat. Loir-et-Cher*, 1925, vol. **18**, p. 77-195.

STEHLIN (H.). — Bemerkungen zur Vordergebissformel der Rhinocerotiden. *Ecl. Geol. Helv.*, 1930, vol. **23**, nº 2, p. 644-648.

STEHLIN (H.) et SCHAUB (S.). — Die Trigonodontie der Simplicidentaten Nager. *Mém. Suisses Paléont.*, 1951, vol. **67**, 385 p., 620 fig.

SZÖTS (E.). — Notes sur la stratigraphie du Miocène. 83e *congrès Soc. Savant.*, 1958, p. 295-298.

SZÖTS (E.). — Le stratotype de l'Aquitanien (Mayer-Eymar 1857-1858). *Bull. Soc. Géol. France*, 1965, 7, vol. **8**, nº 5, p. 743-746, 1 fig.

SZÖTS (E.), MALMOUSTIER (G.) et MAGNE (J.). — Observations sur le passage Oligocène-Miocène en Aquitaine et sur les zones de Foraminifères planctoniques de l'Oligocène. *Colloque sur le Paléogène, Mém. Bur. Rech. Géol. Min.*, 1964, nº 28.

TANNER (L.). — Additional information regarding the stratigraphic occurences of the Miocène Diceratheres of Nebraska. *Nebraska Acad. Sc. Affil. Soc. Proc.* 75 th ann. meet, 1965, p. 18.

TANNER (L.). — The geology history of Nebraska's Rhinoceroses. *Nebraska Acad. Sc. Affil. Soc. Proc.*, 75 th ann. meet, 1965, p. 41-45.

THALER (L.). — Une échelle de zones biochronologiques pour les Mammifères du Tertiaire d'Europe. *C. R. Soc. Géol. France*, 1965, fasc. 4, p. 118.

THALER (L.). — Les Rongeurs fossiles du Bas-Languedoc dans leurs rapports avec l'histoire des faunes et la stratigraphie du Tertiaire d'Europe. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 1966, n. s., sér. C, vol. **17**, 283 p., 27 pl.

TINTANT (H.). — Les Kosmoceratidés du Callovien inférieur et moyen d'Europe occidentale. *Pub. Univ. Dijon*, 1963, vol. **29**.

TINTANT (H.). — La notion d'espèce en Paléontologie. *Mises à jour Sc.*, Paris, 1966, vol. **1**, nº 3, p. 273-294.

THORPE (M.). — Oregon tertiary *Canidae* with a description of new forms. *Amer. Journ. Sc.*, 1922, 5e ser., vol. **3**, nº 15, p. 162-176, 5 fig.

THORPE (M.). — Some tertiary Carnivora in the Marsh collection, with descriptions of new forms. *Amer. Journ. Sc.*, 1922, 5e ser., vol. **3**, nº 18, p. 423-455, 13 fig.

TOURNOUER (R.). — Sur l'âge géologique des « molasses de l'Agenais », à propos de la découverte de nouveaux débris d'*Elotherium magnum* et de divers autres Mammifères dans les terrains tertiaires d'eau douce du département de Lot-et-Garonne. *Bull. Soc. Géol. France*, 1869, 2, vol. **26**, p. 983-1023.

TROXELL (E.). — New species of *Hyracodon*. *Amer. Journ. Sc.*, 1921, vol. **2**, art. 3, p. 34-40.

TROXELL (E.). — *Coenopus*, the ancestral Rhinoceros. *Amer. Journ. Sc.*, 1921, vol. **2**, art. 4, p. 41-51, 6 fig.

TROXELL (E.). — New Amynodonts in the Marsh collection. *Amer. Journ. Sc.*, 1921, vol. **2**, art. 2, p. 21-34.

TROXELL (E.). — A study of *Diceratherium* and the Diceratheres. *Amer. Journ. Sc.*, 1921, 5e ser., nº **2**, art. 15, p. 197-208.

VASSEUR (G.). — Contribution à l'étude des terrains tertiaires du sud-ouest de la France. *Bull. Carte Géol. France*, 1890, 2, p. 351-366.

VASSEUR (G.). — Découverte d'un gisement de Vertébrés dans l'Aquitanien supérieur de l'Agenais. L'âge de la faune de Saint-Gérand le Puy. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1912, vol. **155**, p. 987.

Source : MNHN, Paris

Vasseur (G.). — Sur la faune de Vertébrés découverte dans l'Aquitanien supérieur de l'Agenais. *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1912, vol. **157**, p. 1118.

Vasseur (G.). — Nouvelles découvertes paléontologiques dans l'Aquitanien supérieur de Laugnac (Lot-et-Garonne). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1913, vol. **157**, p. 1178.

Viret (J.). — Note sur la faune de Rongeurs de Saint-Gérand le Puy (Allier). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 1925, vol. **181**, p. 337-339.

Viret (J.). — Nouvelles observations relatives à la faune de Rongeurs de Saint-Gérand le Puy. *C. R. Acad. Sc.*, 1926, vol. **183**, p. 71-72, 2 fig.

Viret (J.). — Les faunes de Mammifères de l'Oligocène supérieur de la Limagne bourbonnaise. *Ann. Univ. Lyon*, 1929, 1, fasc. 47, 299 p., 32 fig., 32 pl.

Viret (J.). — Observations sur les Canidés du genre *Pseudamphicyon*. Ann. *Univ. Lyon*, 1942, p. 1-14, 8 fig.

Viret (J.). — *Perissodactyla*, in J. Piveteau : *Traité de Paléontologie*, Masson, Paris, 1958, vol. **6**, t. 2, p. 368-472.

Viret (J.) et Hürzeler. — (J.) Sur l'âge de la faune de Pyrimont-Challonges. *Bull Soc. Géol. France*, 1937, 5, vol. **7**, p. 129.

Vollmayr (T.). — Oberoligozäne *Gliridae* (*Rodentia, Mammalia*) aus der Süddeutschen Faltenmolasse. *Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläont. Hist. Geol.*, 1966, vol. **6**, p. 65-107, pl. 7-9.

Wilson (R.). — Early Miocene Rodents and Insectivores from Northeastern Colorado. *Univ. Kansas Paleont. Contrib.*, 1960, art. 7, p. 1-92, fig. 1-131.

Wood (A. E.). — Two genera of Cricetid rodents from the Miocene of Western United States. *Am. Mus. Novit.*, 1935, nº 789, 3 p., 2 fig.

Woon (A. E.). — Grades and clades among Rodents. *Evolution, E. U.*, 1965, vol. **19**, nº 1, p. 115-130.

Woon (H. E.). — Some early tertiary Rhinoceroses and Hyracodonts. *Bull. Amer. Paleont.*, 1927, vol. **13**, nº 50, 90 p., 7 pl.

Wood (H. E.). — American Oligocene Rhinoceroses. *Journ. Mammal.*, 1929, vol. **10**, nº 1, p. 63-75.

Woon (H. E.). — Lower Oligocene Rhinoceroses of the genus *Trigonias*. *Journ. Mammal.*, 1931, vol. **12**, p. 4, p. 414-428.

Woon (H. E.). — Status of *Epiaceratherium* (*Rhinocerotidae*). *Journ. Mammal.*, 1932, vol. **13**, nº 2, p. 171-172.

Wood (H. E.). — A fossil Rhinoceroses (*Diceratherium armatum* Marsh) from Gallatin county, Montana. *Proc. Univ. St. Nat. Mus.*, 1933, vol. **82**, art. 7, p. 1-4, pl. 1-3.

Woon (H. E.). — Evolutionary rates and trends in Rhinoceroses. Genetics, *Paleont. and Evol., E. U.*, 1949.

Woon (H. E. 2nd). — Rhinoceros from the Thomas farm Miocene of Florida. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.*, 1964, 135 (5), 361-386.

Wortman (J.) et Matthew (W.). — The ancestry of certains members of the *Canidae*, the *Viverridae* and *Procyonidae*. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 1899, vol. **12**, art. 6, p. 109-138, 10 fig., 1 pl.

Colloque International de Paléontologie (sous la direction de J. Piveteau), Paris, Albin Michel, 1947, commun. de J. Piveteau (p. 1-6), C. Arambourg (p. 89-111), G. Simpson (p. 123-163), P. Teilhard de Chardin (p. 169-173), J. Viret (p. 175-177), J. Haldane (183-219).

Colloque des Sciences de la Terre (sous la direction de J. Piveteau). 21e Congrès internat. Philo. Sc., Herman, Paris, 1951, communic. de J. Viret (p. 85-93) et H. Tintant (p. 95-98).

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHES

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR. PARIS

2 564 038 6

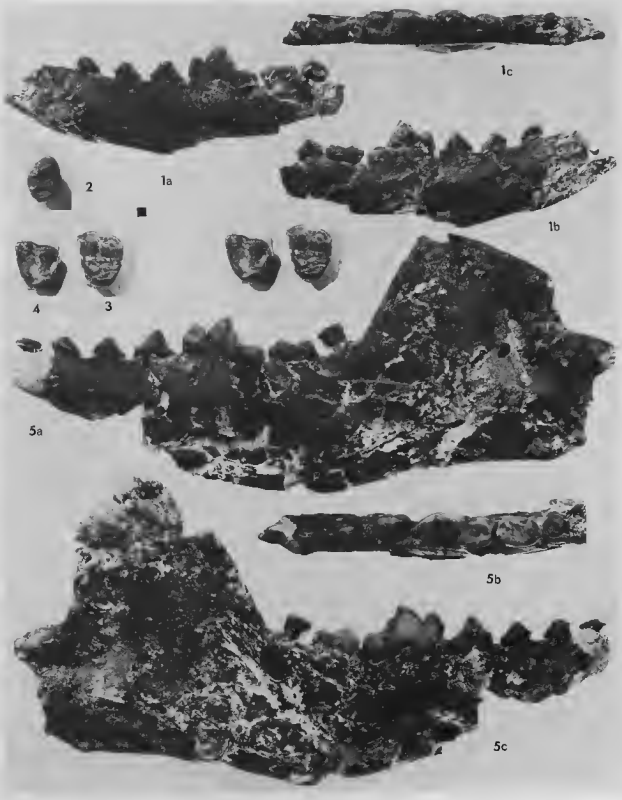
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 1

Toutes les pièces grandeur naturelle.

1. — *Cephalogale ursinus* nov. sp., P_3-M_3 g. — Paulhiac (Ph. 377), a : vue vestibulaire ; b : vue linguale ; c : vue occlusale.
2. — *Cephalogale ursinus* nov. sp., M^2 d. — Paulhiac (M.B., Pau 1014).
3. — *Cephalogale ursinus* nov. sp., M^1 g. — Paulhiac (Pb. 374), Stéréo.
4. — ? *Cephalogale ursinus* nov. sp., M^1 g. — Paulhiac (Ph. 371), Stéréo.
5. — *Cephalogale ginesticus*. P_4-M_2 — Paulhiac (Ph. 364), a : vue linguale ; b : vue occlusale ; c : vue vestibulaire.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 2

Toutes les pièces gr. nat.

1. — *Cephalogale ursinus* nov. sp. P^4-M^1 g. — Paulhiac (Ph. 363), Stéréo.
2. — *Cephalogale ginesticus*. P^3-M^2 g. — Paulhiac (Ph. 368), Stéréo.
3. — *Cephalogale ginesticus*. M^2 g. — Paulhiac (Ph. 362), Stéréo.
4. — *Cephalogale ginesticus*. C supérieure g. — Paulhiac (Ph. 383), a : vue mésiale ; b : vue distale.
5. — *Cephalogale ginesticus*. C-M_3 d. — Paulhiac (Ph. 316), vue vestibulaire.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

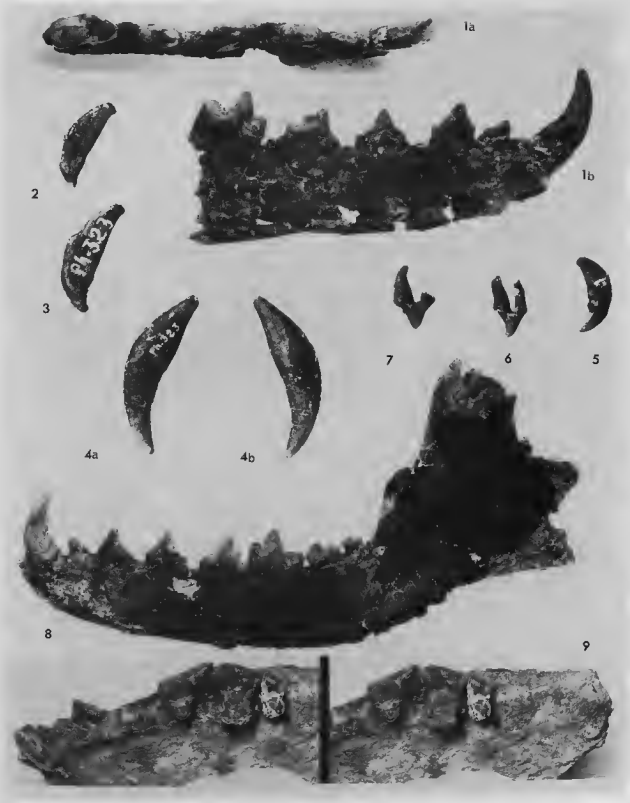
PLANCHE 3

sauf indication contraire, toutes les pièces gr. nat.

Haplocyon elegans Paulhiac :

1. — C. M_1 g. (Ph. 328).
2. — I^1 (Ph. 323) × 2.
3. — I^2 (Ph. 323) × 2.
4. — C supérieure g. (Ph. 323).
5. — I^3 g. (Ph. 323).
6. — P^3 d. (Ph. 323).
7. — P^3 d. (Ph. 323).
8. — C. M_1 g. (Ph. 325).
9. — P^1-P^3, P^4 M^2 g. (Ph. 333), Stéréo.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSÉUM D'HIST. NATUR.

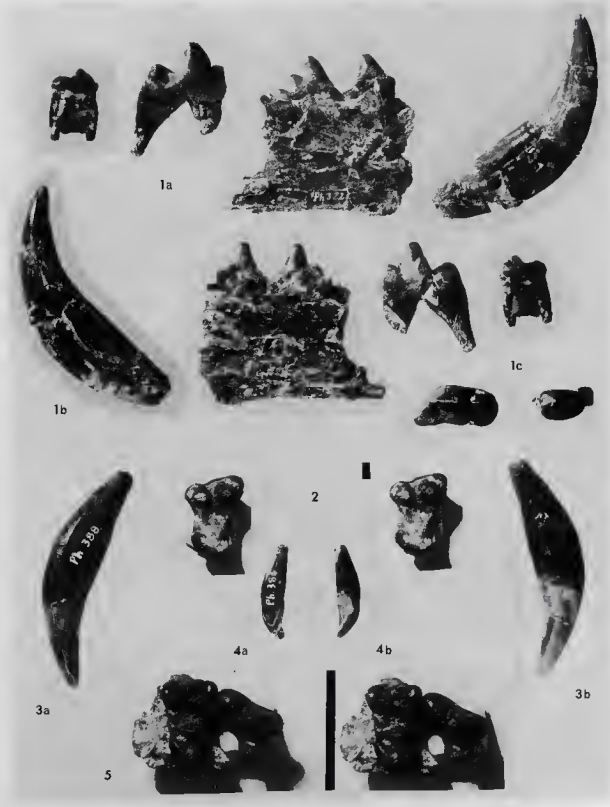
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 4

Toutes les pièces gr. nat.

1. — *Haplocyon crucians.* C-P_3-M_2 d. — Paulhiac (Ph. 322), a : vue vestibulaire ; b : vue linguale ; c : M_1-M_2 vue occlusale.
2. — *Haplocyon crucians.* M^1 d. — Paulhiac (Ph. 320), vue occlusale, Stéréo.
3. — *Haplocyon crucians.* C supérieure d. — Paulhiac (Ph. 388), a : vue mésiale ; b : vue distale.
4. — *Haplocyon crucians.* I^3 d. — Paulhiac (Ph. 388), a : vue mésiale ; b : vue distale.
5. — ? *Haplocyonides mordax.* P^4M^1 d. — Laugnac (F.S.M.), vue occlusale, Stéréo.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

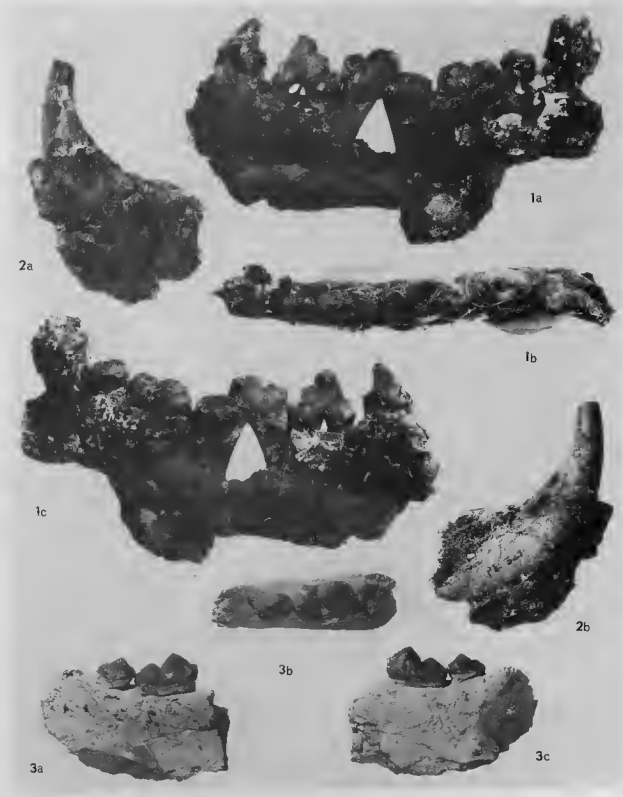
PLANCHE 5

Toutes les pièces gr. nat.

Haplocyonopsis crassidens — Paulhiac :

1. — P_3-M_2 g. — Holotype (Ph. 321), a : vue vestibulaire ; b : vue occlusale ; c : vue linguale.
2. — I_3-C d. — Holotype (Ph. 321), a : vue mésiale ; ; b : vue distale.
3. — M_1-M_2 g. (F.S.M.), a : vue linguale ; b : vue occlusale ; c : vue vestibulaire.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR. PARIS

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 6

Toutes les pièces grandeur naturelle.

Haplocyonopsis crassidens — Paulhiac :

1. — P^4-M^2 g. (Ph. 321), Stéréo.
2. — Canine supérieure d. (Ph. 321), a : vue mésiale ; b : vue distale.
3. — P^1-P^3 d. vue vestibulaire (Ph. 321).

? *Ysengrinia* sp. — Nicot :

4. — P_4 d. (F.S.M.).

Cynelos rugosidens — Laugnac

5. — Canine supérieure d. (F.S.M.).
6. — P^4 d. (F.S.M.), Stéréo.
7. — M^1 g. (F.S.M.), Stéréo.
8. — M^2 d. (F.S.M.), Stéréo.
9. — M^3 d. (F.S.M.), Stéréo.
10. — P_4-M_3 g. (F.S.M., a : vue linguale ; b : vue vestibulaire ; c. : M_2-M_3 vue occlusale.

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 7

Toutes les pièces grandeur naturelle.

1. — *Cynelos lemanensis*. M^1 d. Laugnac (F.S.M.). Stéréo.
2. — *Amphicyonidé* ind. I. M^1 g. Paulhiac, (Ph. 391). Stéréo.
3. — *Ysengrinia tolosana*. C. sup. d., Paulhiac (M.B., Pa 950).
4. — *Ysengrinia tolosana*. — M_1-M_2-M_3 g., Paulhiac (MB., Pa 954, Pa 952, Pa 953), a : vue linguale ; b vue occlusale.
5. — *Ysengrinia tolosana*. — Mandibule portant P_3-M_3 d., Paulhiac (M.B., Pa 951).
6. — *Amphicyonidé* ind. II. M^2 d., Paulhiac (M.B., Pa 959).

Source : MNHN, Paris

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 8

Toutes les pièces grandeur naturelle.

Amphicyon cf. *astrei* → Paulhiac (Ph. 389) :

1. → Mâchoire inférieure droite, a : vue vestibulaire ; b : vue occlusale ; c : vue linguale.

Source : MNHN, Paris

2 564 038 6

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 9

Toutes les pièces grandeur naturelle.

Amphicyon cf. *astrei* — Laugnac :

1. — Canine inférieure g. (F.S.M.), a : face distale ; b : face mésiale.
2. — Canine supérieure g. (F.S.M.).
3. — I^1 (F.S.M.).
4. — I^2 (F.S.M.).
5. — P^4-M^2 d. (F.S.M.), vue occlusale.

Source : MNHN, Paris

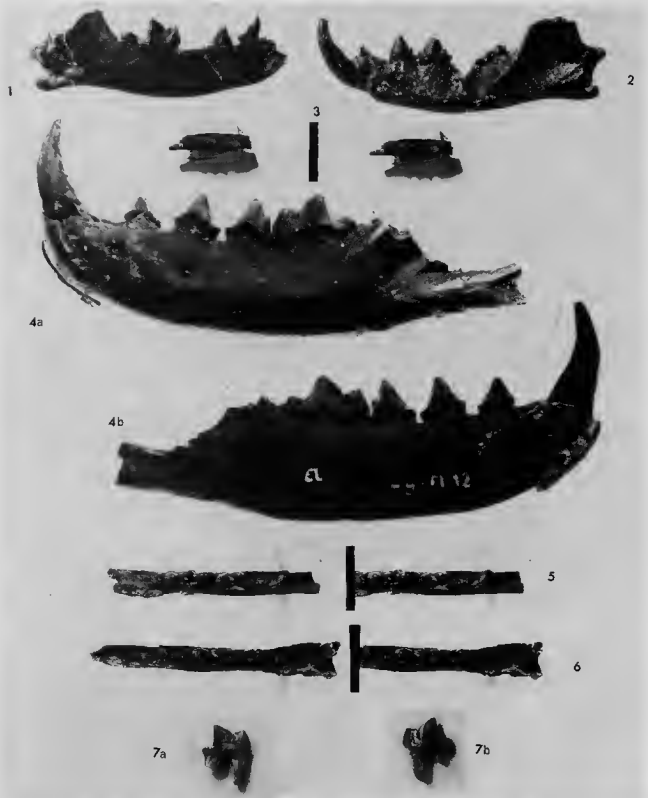
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 10

1. — *Palaeogale minuta*. P_3-P_3, M_1-M_1 g. ; Laugnac (F.S.M.), vue linguale × 2.
2. — *Palaeogale minuta*. C, P_3-P_4, M_2 g. ; Laugnac (F.S.M.), vue vestibulaire × 2.
3. — *Palaeogale minuta*. P_4-M_1 d. ; Laugnac (F.S.M.), vue occlusale, gr. nat., Stéréo.
4. — *Plesiogale angustifrons*. C-M_1 g. ; Laugnac (F.S.M.) × 2, a : vue vestibulaire ; b : vue linguale.
5. — *Plesiogale angustifrons*. P_4-M_1 d.; Laugnac (F.S.M.), vue occlusale, gr. nat., Stéréo.
6. — *Plesiogale angustifrons*. C-M_1 g. ; Laugnac (F.S.M.), vue occlusale, gr. nat., Stéréo.
7. — *Palaeogale minuta*. M_1 g. ; Moissac I (Ls. 29), a : vue linguale ; b. : vue vestibulaire × 3.

Source : MNHN, Paris

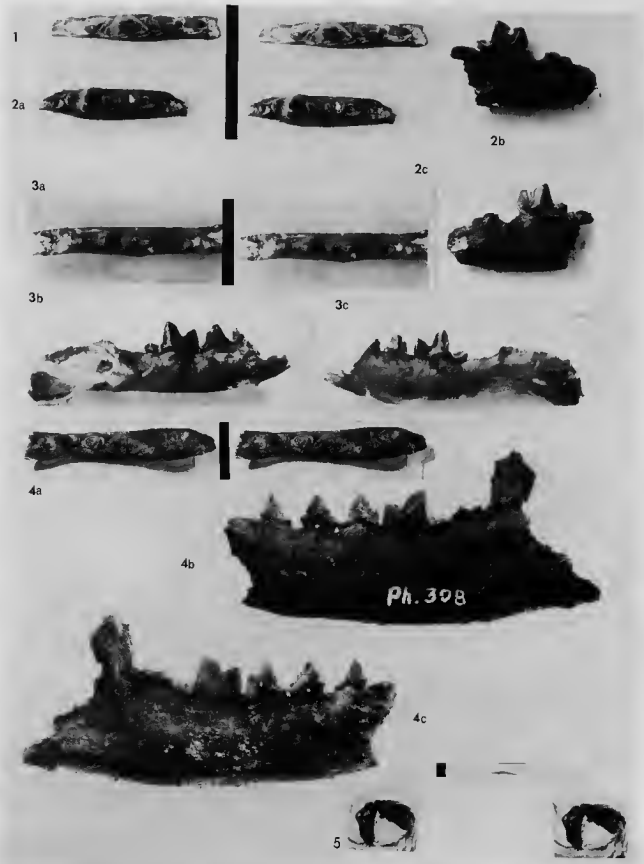


BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 11

1. — *Plesictis cuttellatus* nov. sp. P_3-M_2 g., Paulhiac (Ph. 379) vue occlusale × 3, Stéréo.
2. — *Plesictis* sp. I-M_1 g., Paulhiac (M.B., Pa 1071) × 3, a : vue occlusale, Stéréo ; b : vue linguale ; c : vue vestibulaire
3. — *Plesictis cuttellatus* nov. sp. P_4-M_1 d., Paulhiac, holotype (M.B. Pa 11825) × 3, a : vue occlusale, Stéréo ; b : vue vestibulaire ; c : vue linguale.
4. — *Plesictis solidus* nov. sp. P_3-M_2 d., Paulhiac, holotype (Ph. 308), a : vue occlusale, gr. nat., Stéréo ; b : vue linguale × 2 ; c : vue vestibulaire × 2.
5. — *Plesictis solidus* nov. sp. P^4-M^1 d., Paulhiac, paratype (Ph. 310), vue occlusale, gr. nat., stéréo.

Source : MNHN, Paris

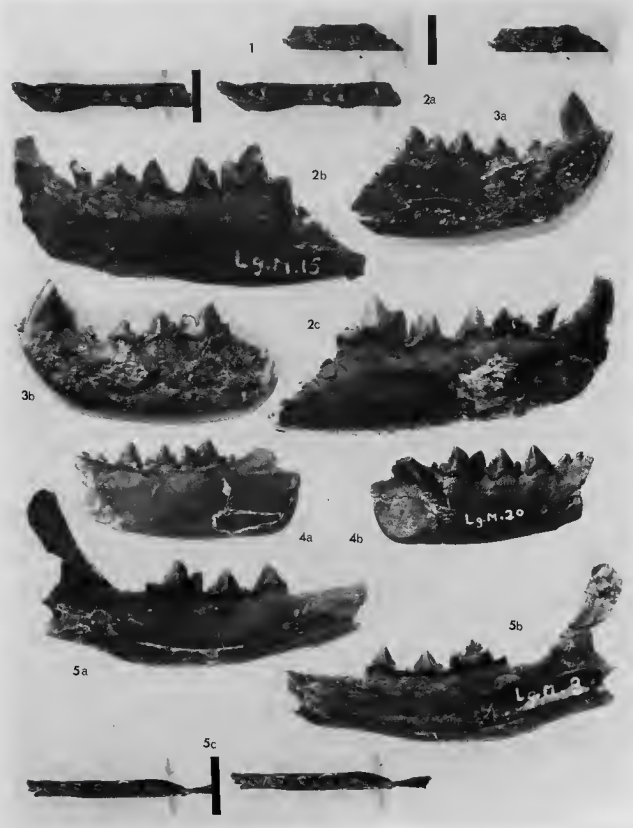


BIBL. DU MUSEUM D'HIST.
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 12

1. — *Plesictis* aff. *solidus*. M_1-M_4 g., Laugnac (F.S.M., Lg.M) gr. nat., stéréo.
2. — *Plesictis* aff. *solidus*. C-M_1 d., Laugnac (F.S.M. Lg. M 15), a : vue occlusale, gr. nat., stéréo ; b : vue linguale × 2 ; c : face vestibulaire, × 2.
3. — *Proailurus lemanensis*. C-M_1 g., Paulhiac (M.B., Pa 1037), gr. nat., a : vue linguale ; b : vue vestibulaire.
4. — *Proailurus lemanensis*. P_4-M_1 d., Laugnac (F.S.M., Lg. M. 20), gr. nat., a : vue linguale ; b : vue vestibulaire.
5. — *Plesictis laugnacensis* nov. sp. P_3-M_1 d., Laugnac, holotype (F.S.M., Lg. M. 9), a : vue vestibulaire, × 2 ; b vue linguale, × 2 ; c : vue occlusale, gr. nat., stéréo.

Source : MNHN, Paris



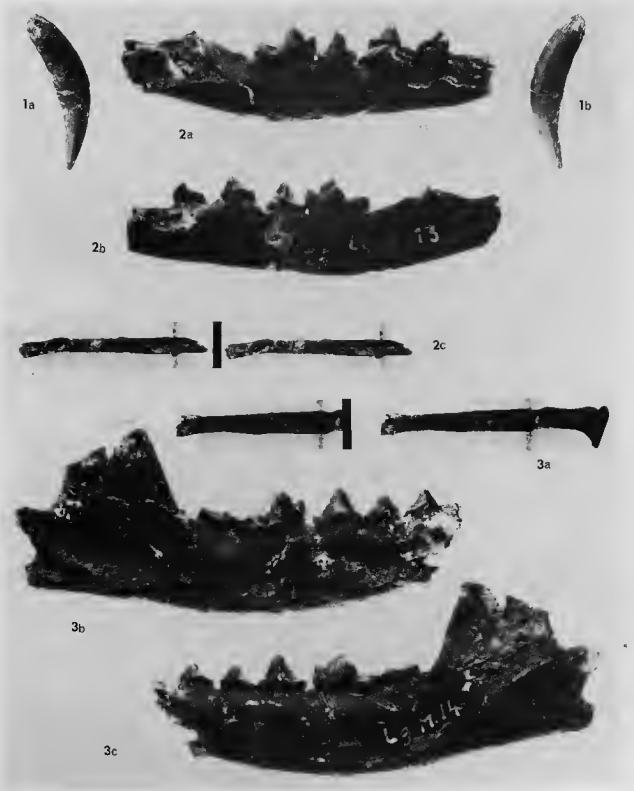
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATURE

Source : MNHN, Paris

PLANCHE 13

1. — *Proailurus lemanensis*. Canine sup. d., Paulhiac (Ph. 390), gr. nat., a : vue mésiale ; b : vue distale.
2. — *Amphictis aginensis* nov. sp. P_3-M_1 d., Laugnac (F.S.M., Lg. M. 13), a : vue vestibulaire × 2 ; b : vue linguale × 2 ; c : vue occlusale, gr. nat., stéréo.
3. — *Amphictis aginensis*. P_3-M_2 d., Laugnac, holotype (F.S.M., Lg. M. 14), a : vue occlusale, gr. nat., stéréo ; b : vue vestibulaire, × 2 ; c : vue linguale, × 2.

Source : MNHN, Paris



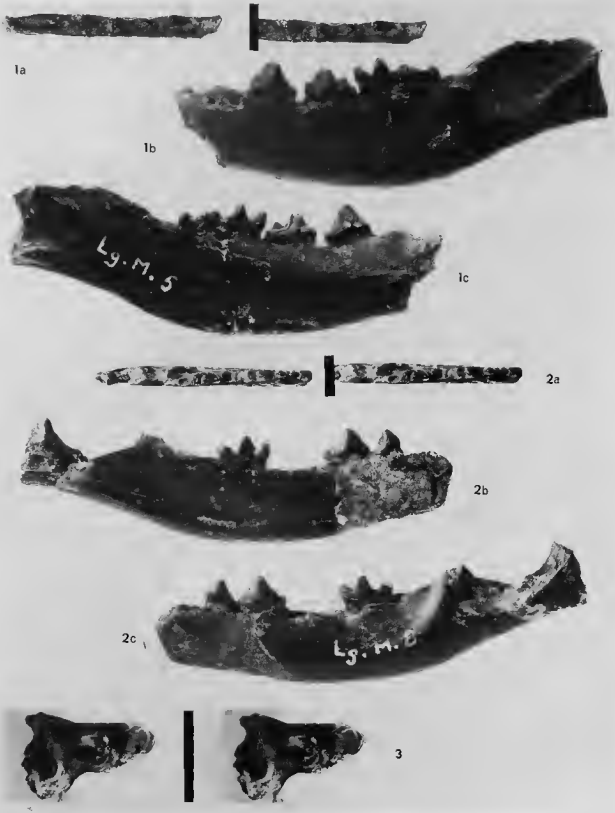
BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.
Source : MNHN, Paris

PLANCHE 14

Herpestides collectus nov. sp. — Laugnac :

1. — Mâchoire inférieure g. portant P_3-M_3, (Lg. M), holotype, a : vue occlusale, gr. nat. stéréo ; b : vue vestibulaire, × 2 ; c : vue linguale, × 2.
2. — Mâchoire inférieure g. portant P_2-P_3, M_1, (F.S.M., lg. M 8), a : vue occlusale, gr. nat., stéréo ; b : vue linguale, × 2 ; c : vue vestibulaire, × 2.
3. — P^3-M^1 d., (Lg. M 7), vue occlusale, × 2, stéréo.

Source : MNHN, Paris



BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE

2 564 038 6

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

MARS 1973

ÉDITIONS DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

En vente à la Bibliothèque centrale du Muséum,
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, 75005 Paris
C.C.P. : Paris 9062-62

Annuaire du Muséum national d'Histoire naturelle (paraît depuis 1939).

Archives du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1802. In-4°, sans périodicité).

Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1895 ; 6 numéros par an).

Grands naturalistes français (depuis 1952. Sans périodicité).

Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1936. Depuis 1950, nouvelle série en 3 (puis 4) parties : A. Zoologie ; B. Botanique ; C. Sciences de la terre ; D. Sciences physico-chimiques. Sans périodicité).

Notes et Mémoires sur le Moyen-Orient (depuis 1933. In-4°, sans périodicité).

Publications du Muséum national d'Histoire naturelle (depuis 1933. Sans périodicité).

PUBLICATIONS DES LABORATOIRES DU MUSÉUM

En vente à l'adresse de chaque laboratoire

Bulletin du Laboratoire maritime de Dinard (Ille-et-Vilaine). Depuis 1928.

Objets et Mondes. La revue du Musée de l'Homme. Directeur : M. J. Millot, Palais de Chaillot, 75116 Paris ; depuis 1961 ; trimestriel.

Mammalia. Morphologie, Biologie, Systématique des Mammifères. Directeur : M. J. Dorst, Laboratoire de Zoologie des Mammifères, 55, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1936 ; trimestriel.

Index Seminum Horti parisiensis. Service des Cultures, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1882 ; échange.

Journal d'Agriculture tropicale et de Botanique appliquée, suite de *Revue internationale de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, depuis 1954. Laboratoire d'ethnobotanique, 57, rue Cuvier, 75005 Paris.

Adansonia (suite aux *Notulae Systematicae*). Directeur : M. A. Aubréville, Laboratoire de Phanérogamie, 16, rue Buffon, 75005 Paris ; sans périodicité.

Revue Algologique. Directeur : M. R. Lami, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1924.

Revue Bryologique et Lichénologique. Directeur : Mme V. Allorge, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1874.

Revue de Mycologie. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie ; depuis 1928.

Cahiers de La Maboké. Directeur : M. Roger Heim, Laboratoire de Cryptogamie, 12, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1963.

Pollen et Spores. Directeur : Mme Van Campo, Laboratoire de Palynologie, 61, rue Buffon, 75005 Paris ; depuis 1959 ; semestriel.

Source : MNHN, Paris